N. I. VAVILOV. - IMMUNITY OF PLANTS
TO INFECTIOUS DISEASES. - [English summary] I.

IMP. UR.
7 - OCT 1921
ENTOM.

ИЗВѢСТІЯ
ПЕТРОВСКОЙ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ
АКАДЕМІИ

ГОДЪ 1918. | Выпуски 1—4.

Продолженіе серіи „Извѣстія Московскаго Сельскохозяйственнаго Института".

Annales de l'Academie agronomique Petrovskoé (près Moscou).

Suite de la serie: „Annales de l'Institut Agronomique de Moscou".

EXAMINED

МОСКВА.
Типографія Т-ва Рябушинскихъ, Страстн. бульв., Путинковскій пер., домъ 3.
1919.

ANNALES
DE
L'ACADEMIE AGRONOMIQUE PETROVSKOÉ
(PRÈS MOSCOU).

Paraissant en quatre livraisons par an et contenant pour le moins 35 feuilles de texte in 8°, d'après le programme suivant:

Partie officielle.

I. Ordres du gouvernement concernant l'Academie Agronomique Petrovskoé.
II. Décisions du Conseil de l'Académie et applications qui s'y rattachent: a) programmes et plans des cours et des travaux pratiques à l'Academie; b) Comptes rendus des excursions faites chaque année par les étudiants sous la direction des professeurs, des maitres etc; c) travaux des commissions nommées par le Conseil de l'Academie pour l'étude de diverses questions. d) Rapports concernant les missions dont ont été chargés les membres du Conseil et d'autres personnes attachées à l'Academie.
III. Quelques uns des procès verbaux des séances du Comité agronomique de l'Academie, précisément ceux qui ont une importance exceptionnelle sous le rapport de l'enseignement et de la partie scientifique à l'Academie.
IV. Comptes rendus annuels de l'état de l'Academie.
V. Catalogues et annotations de la bibliothèque, des différentes collections et objets se rattachant à l'enseignement.

Partie non officielle.

I. Travaux des professeurs, maîtres, assistants et étudiants de l'Academie ainsi que personnes étrangères à l'établissement.
a) Traveaux concernant les sciences naturelles et agricoles.
b) Traveaux concernant la statistique économique particulièrement celle qui se rattache à l'économie rurale de la Russie.
De cela font partie les études faites par les auteurs eux-mémes ou en collaboration dans les laboratoires, dans les champs d'expériences ou à la station d'expérimentation, au rucher, dans la forêt, au potager et dans la pépinière.
II. Observations météorologiques faites à l'observatoire de l'Academie.

Aux traveaux peuvent être joints des dessins, des tables, des plans, des diagrammes etc; un résumé en une langue étrangère quelconque.
La table des matières de chaque livraison des Annales est imprimée en russe et en français.

Les Redacteurs: **D. N. Prianischnikow.**
A. V. Tchajanav.

Addr. (для обмена)
Russia, Moscow, Petrovsko-Rasumovsko
Agricultural Academy. M.r Prof. V.F.
Boldyrev

ИЗВѢСТІЯ

ПЕТРОВСКОЙ

СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ

АКАДЕМІИ

годъ 1918. | Выпуски 1—4.

Продолженіе серіи „Извѣстія Московскаго Сельскохозяйственнаго Института".

Annales de l'Academie agronomique Petrovskoé (près Moscou).

Suite de la serie: „Annales de l'Jnstitut Agronomique de Moscou".

МОСКВА.
Типографія Т-ва Рябушинскихъ, Страстн. бульв., Путинковскій пер., домъ 3.
1919.

ПРЕДИСЛОВІЕ.

Послѣ долгихъ колебаній авторъ рѣшился придать настоящей работѣ форму монографіи по иммунитету растеній къ инфекціоннымъ заболѣваніямъ. Оправданіе своей попыткѣ авторъ видитъ въ полномъ отсутствіи сводныхъ работъ по растительному иммунитету какъ въ русской, такъ и иностранной литературѣ. Только недавно вышедшее интересное, но слишкомъ одностороннее изслѣдованіе итальянскаго ученаго Orazio Comes «La profilassi nella patologia vegetale» (1916) отчасти восполняетъ этотъ пробѣлъ.

Подъ инфекціонными заболѣваніями авторъ разумѣетъ исключительно болѣзни, вызываемыя паразитическими грибами и бактеріями, оставляя въ сторонѣ иммунитетъ къ заболѣваніямъ, вызываемымъ насѣкомыми и другими факторами.

Наблюденія и опыты производились авторомъ въ теченіе 1911—1918 гг. въ Россіи, въ Англіи и Франціи.

Гостепріимству и содѣйствію цѣлаго ряда лицъ и учрежденій обязанъ авторъ выполненіемъ этой работы. Селекціонной станціи при Петровской Академіи, гдѣ главнымъ образомъ велась эта работа, директору ея Д. Л. Рудзинскаму и его помощникамъ С. И. Жегалозу, К. М. Чинго и Н. Е. Проколенко прежде всего авторъ особенно обязанъ за вниманіе и интересъ къ работѣ. Часть опытовъ по иммунитету къ головнѣ произведена въ теплицѣ Московскаго Политехническаго музея и на территоріи Фитопатологической станціи Петровской Академіи, гдѣ съ самаго основанія ея въ 1916 г. авторъ встрѣтилъ, въ лицѣ нынѣ покойнаго профессора С. И. Ростозцева, сочувственное отношеніе къ его начинанію.

Изъ англійскихъ учрежденій особенно должны отмѣтить радушный пріемъ John Innes Horticultural Institution и директора его профессора W. Bateson'a, предоставившаго въ наше распоряженіе средства и участокъ для опытовъ. Профессору Рединскаго университета J. Percival'ю авторъ признателенъ за любезное разрѣшеніе вести наблюденія надъ огромной коллекціей сортовъ пшеницы, собранныхъ со всего свѣта.

Часть данныхъ собрана нами во время поѣздки въ Персію и Туркестанъ въ 1916 г. Закончена работа въ 1918 г., въ Саратовѣ, на высшихъ с.-х курсахъ (нынѣ агрономическомъ факультетѣ Саратовскаго университета).

Работа печаталась въ самыхъ тяжелыхъ условіяхъ разрухи печатнаго дѣла; временами казалось, что, несмотря на всѣ усилія, печатаніе не будетъ доведено до конца. Поэтому да не посѣтуетъ читатель на многія упущенія со внѣшности этого изданія, которыя извѣстны и автору.

Глубокая признательность нашей alma mater Петровской Академіи и ея Совѣту за готовность печатать этотъ трудъ, не взирая на огромные расходы, и особенно иниціатору напечатанія его въ «Извѣстіяхъ Петровской Академіи» глубокоуважаемому учителю профессору Д. Н. Прянишникову.

Авторъ.

Москва,
13 ноября 1918 г.

ВВЕДЕНІЕ.

Малая изученность растительнаго иммунитета по сравненію съ животнымъ.

«Когда еще бродили впотьмахъ относительно причинъ болѣзней человѣка и высшихъ животныхъ—патологія растеній была уже подробно изучена и этіологія множества ихъ болѣзней прочно установлена. Но въ ботаникѣ, несмотря на это, вопросъ о невоспріимчивости оставался на заднемъ планѣ, такъ что мы не имѣемъ о немъ никакихъ спеціальныхъ работъ. Только мимоходомъ былъ затронуть вопросъ о невоспріимчивости нѣкоторыхъ растеній къ заразнымъ или къ ядовитымъ для нихъ началамъ». Такъ характеризуетъ И. И. Мечниковъ состояніе вопроса объ иммунитетѣ растеній въ 1903 г. въ книгѣ «Невоспріимчивость въ инфекціонныхъ болѣзняхъ» (стр. 29, гл. II русское изданіе).

Минувшіе со времени выхода этой книги 15—16 лѣтъ нѣсколько измѣнили положеніе дѣла. Вопросъ объ устойчивости растеній къ инфекціоннымъ заболѣваніямъ — ученіе объ иммунитетѣ растеній — больше привлекаетъ вниманіе изслѣдователей. Значительно расширились познанія о распространеніи явленій иммунитета среди растеній, объ унаслѣдованіи иммунитета при гибридизаціи, сдѣланъ рядъ изслѣдованій относительно природы иммунитета, иммунные сорта начинаютъ проникать въ практику: такъ, напр., въ Англіи, гдѣ за послѣдніе годы сильно распространился картофельный ракъ (Synchytrium endobioticum), съ 1914 г. законодательнымъ порядкомъ вводятся устойчивые сорта картофеля; въ Австраліи большимъ распространеніемъ пользуются устойчивые къ бурой ржавчинѣ сорта пшеницы, выведенные селекціонеромъ Фарреромъ (W. Farrer). Многія опытныя сельско-хозяйственныя станціи С. Америки заняты въ настоящее время селекціей иммунныхъ сортовъ полевыхъ, огородныхъ и садовыхъ растеній. Вниманіе изслѣдователей къ иммунитету растеній въ особенности возросло послѣ удачнаго рѣшенія филоксернаго вопроса путемъ ввоза въ Европу американскихъ видовъ виноградной лозы и прививки воспріимчивыхъ европейскихъ лозъ къ американскимъ подвоямъ, устойчивымъ къ филоксерѣ.

Но въ общемъ, состояніе ученія о растительномъ иммунитетѣ и по сей день по сравненію съ животнымъ иммунитетомъ недалеко ушло впередъ отъ вышеприведенной характеристики Мечникова. Въ то

время какъ ученіе о животномъ иммунитетѣ выдѣлилось въ цѣлую самостоятельную дисциплину—иммунологію—науку объ иммунитетѣ, разрослось настолько, что потребовалось созданіе ряда спеціальныхъ институтовъ и журналовъ, посвященныхъ исключительно животному иммунитету[1]), изданіе ежегодныхъ обзоровъ литературы[2]) и т. д., ученіе о растительномъ иммунитетѣ составляетъ до сего времени скромную главу фитопатологіи, не всегда даже находимую въ руководствахъ по болѣзнямъ растеній.

Задумываясь надъ такой отсталостью ученія о растительномъ иммунитетѣ по сравненію съ усиленно разрабатываемымъ иммунитетомъ животныхъ, изученіе котораго уже входитъ въ основы медицинскаго знанія, мы легко находимъ оправдательныя объясненія такого состоянія вопроса о невоспріимчивости въ ботаникѣ. Конечно, одна изъ побудительныхъ причинъ къ изученію животнаго иммунитета была и будетъ та, что самъ человѣкъ съ его страданіями является объектомъ изслѣдованія; но не въ этомъ кроется основная причина исключительнаго вниманія изслѣдователей,—и вопросы борьбы съ заболѣваніями воздѣлываемыхъ растеній составляютъ первостепенную практическую задачу. Главную причину малой разработанности растительнаго иммунитета приходится искать въ органическихъ особенностяхъ иммунитета растеній.

Невоспріимчивость къ инфекціоннымъ заболѣваніямъ бываетъ различнаго рода. Она можетъ быть е с т е с т в е н н о й, врожденной, свойственной той или другой группѣ животныхъ или растеній. Рогатый скотъ невоспріимчивъ къ сапу, человѣкъ не заболѣваетъ чумой рогатаго скота пшеница устойчива къ головнѣ овса, твердая пшеница устойчива къ желтой и бурой ржавчинамъ и т. д. Естественная невоспріимчивость къ тому или другому инфекціонному заболѣванію можетъ быть свойственна цѣлому классу, семейству, роду, виду, отдѣльнымъ разновидностямъ, расамъ. Помимо этой естественной невоспріимчивости возможна еще и п р і о б р ѣ т е н н а я, создающаяся путемъ внутреннихъ перемѣнъ въ конституціи организма хозяина. Извѣстно, что однократное заболѣваніе какой-либо болѣзнью, напр., оспой, часто дѣлаетъ животный организмъ невоспріимчивымъ къ повторному заболѣванію той же самой болѣзнью. Ученіе о пріобрѣтенной невоспріимчивости и объ искусственномъ созданіи такой невоспріимчивости путемъ вакцинацій, введенія специфическихъ веществъ, составляетъ основу борьбы со многими инфекціонными заболѣваніями животныхъ. Возможность искусственнаго созданія невоспріимчивости открыла широкія перспективы ученію о животномъ иммунитетѣ и обусловила рядъ величайшихъ открытій въ этомъ направленіи. Можно утверждать, что усиленная разработка ученія о животномъ иммунитетѣ главнымъ образомъ и была направлена на изысканіе способовъ созданія «пріобрѣтенной» невоспріимчивости. И по сіе время въ животномъ имму-

[1]) Напр., международный «Zeitschrift für Immunitätsforschung» (къ 1918 году вышло болѣе 30 томовъ оригинальныхъ работъ), «Journal of Immunology» и др.

[2]) «Jahresberichte der Immunitätsforschung».

нитетѣ преимущественно разрабатывается ученіе о пріобрѣтенной невоспріимчивости. Къ нему относится и новая область явленій въ животномъ иммунитетѣ, усиленно разрабатываемая въ послѣднее время, такъ наз. анафилаксія—повышенная чувствительность организма при повторномъ введеніи заразы или какого-либо бѣлковаго вещества въ кровь животнаго.

Вся эта обширная группа явленій «пріобрѣтенной» невоспріимчивости путемъ внутреннихъ измѣненій въ конституціи организма, включая явленія анафилаксіи, ученіе о вакцинаціи, энергично изучаемая у животныхъ и человѣка, имѣетъ весьма ограниченное значеніе въ растительномъ мірѣ. У растеній приходится имѣть дѣло почти исключительно съ естественной невоспріимчивостью, въ которой мы ничего не можемъ измѣнить и которой приходится пользоваться какъ таковой. У растеній нѣтъ той «арміи подвижныхъ защитныхъ клѣтокъ», присущей большинству многоклѣточныхъ животныхъ организмовъ, которая сравнительно легко поддается дѣйствію извнѣ. Этимъ самымъ ограничено вмѣшательство изслѣдователя въ область растительнаго иммунитета. По самой своей природѣ явленія растительнаго иммунитета менѣе поддаются изслѣдованію и внѣшнему вмѣшательству. Въ дальнѣйшемъ мы увидимъ что и самый естественный иммунитетъ растеній менѣе измѣнчивъ по сравненію съ животнымъ иммунитетомъ.

Правда, теоретически, искусственное созданіе иммунитета не исключено у растеній. Французскій изслѣдователь Noël Bernard въ своихъ любопытныхъ изслѣдованіяхъ явленій эндотрофной микоризы у орхидей, вызываемой грибомъ Rhizoctonia, нашелъ, что нѣкоторыя изъ орхидей заражаются грибами только въ теченіе короткаго періода. Какъ только грибныя нити проникли въ клѣтки зародыша орхидей, эти участки ткани дѣйствуютъ отталкивающе на грибъ, т.-е. пріобрѣтаютъ полный иммунитетъ къ новому зараженію. Зараженные небольшимъ числомъ ослабленныхъ грибныхъ нитей, зародыши орхидей иногда переваривaютъ ихъ безъ остатка и все-таки не могутъ быть заражены вновь, хотя бы ихъ держать въ культурѣ гриба цѣлые мѣсяцы, т.-е. въ этомъ случаѣ зараженіе орхидеи ослабленнымъ грибомъ предохраняетъ ее отъ послѣдующаго зараженія болѣе активнымъ грибомъ. И Noël Bernard не безъ основанія видитъ въ этомъ случаѣ явленіе благопріобрѣтеннаго иммунитета. (9, 8) Аналогичныя наблюденія сдѣланы Beauverie (10) надъ черенками бегоніи въ отношеніи Botrytis cinerea; по наблюденіямъ Beauverie ослабленныя культуры этого гриба («toile»), въ которыя помѣщались черенки бегоніи предохраняли ихъ отъ зараженія неослабленной культурой этого гриба. J. Ray (145) сохранялъ различныя молодыя растеньица отъ загниванія, инъецируя ихъ продуктами культуры Bacillus putrefaciens. Эти предварительныя наблюденія Beauverie и Ray, въ дальнѣйшемъ однако не получили развитія, самые факты нуждаются еще въ тщательной опытной провѣркѣ и если бы они оказались и вѣрными, отъ нихъ далеко еще до практическаго осуществленія вакцинацій растеній.

Извѣстны попытки созданія искусственнаго иммунитета введеніемъ въ растеніе различныхъ солей путемъ внѣкорневого и обычнаго корневого питанія. Работа русскихъ изслѣдователей И. Я. Шевырева и С. А. Мокржецкаго[1]) по изученію способовъ борьбы съ паразитами путемъ введенія въ растеніе солей, ядовитыхъ для паразитовъ, или усиленія внѣкорневымъ путемъ питанія растеній (Мокржецкій) въ цѣляхъ борьбы съ грибными и животными вредителями—заслуживаютъ въ особенности вниманія. Norton'омъ (136) въ послѣдніе годы были поставлены опыты съ инъекціей томатовъ различными растворами (было испытано до 50 различныхъ веществъ), чтобы выяснить, какое вліяніе она можетъ оказать на заражаемость томатовъ грибами Septoria lycopersici и Cladosporium fulvum. Въ общемъ Norton пришелъ къ отрицательнымъ выводамъ относительно дѣйствія инъекціи. Pichi[2]) въ Италіи ставилъ опыты по борьбѣ съ Perenospora на виноградѣ путемъ введенія слабыхъ растворовъ мѣднаго купороса черезъ корневую систему и констатировалъ анализами присутствіе мѣди въ листьяхъ; но этимъ опытамъ совершенно противорѣчатъ данныя A. Berlese и Rumm'a [3]).

Къ этой же категоріи попытокъ созданія искусственнаго иммунитета относится усиленіе невоспріимчивости растеній путемъ спеціальныхъ удобреній (на чемъ остановимся въ одной изъ послѣдующихъ главъ); данныя о дѣйствіи ихъ на растенія въ смыслѣ повышенія невоспріимчивости къ инфекціоннымъ заболѣваніямъ слишкомъ противорѣчивы, чтобы на нихъ основывать практическія мѣропріятія.

Во всякомъ случаѣ, пока что, всѣ эти способы созданія «пріобрѣтенной» невоспріимчивости у растеній имѣли и, какъ намъ кажется, будутъ имѣть въ ближайшемъ будущемъ весьма ограниченное примѣненіе, доступное практически развѣ въ плодоводствѣ, и далеко не обѣщаютъ тѣхъ заманчивыхъ перспективъ, которыя открыты вмѣшательству изслѣдователя въ созданіе искусственнаго иммунитета у животныхъ. Примѣненіе внѣкорневого питанія питательными смѣсями солей въ цѣляхъ усиленія сопротивляемости растеній паразитическимъ грибамъ вызываетъ кромѣ того теоретическія сомнѣнія въ цѣлесообразности этой мѣры; многіе паразитическіе грибы поражаютъ одинаково

---

[1]) Шевыревъ, И. Я. Внѣкорневое питаніе больныхъ деревьевъ съ цѣлью ихъ леченія и уничтоженія ихъ паразитовъ 1903. Петроградъ.

Мокржецкій, С. А. Въ вопросу о внѣкорневомъ питаніи больныхъ деревьевъ. «Земледѣльческая газета», 1904. №№ 9, 10, 11, 12, 13.

— Ueber innere Therapie der Pflanzen. «Zeits. für Pflanzenkrankheiten», 1903, стр. 257—265.

Луговой, М. Къ вопросу о боковой проводимости древесины въ связи съ внѣкорневымъ питаніемъ. Труды Кіевской станціи по борьбѣ съ вредителями растеній. Вып. 2. 1914.

[2]) Pichi. Alcuni esperimenti fitopatologici sulla vite in relazione all parassitismo della Perenospora. «Giorn. botan. italiano». Firenze. 1891.

[3]) Berlese, A. N. Ancora sulla questione della cura preventiva a base di solfate di rame. Rivista di Patologia Vegetale. Anno 2. Fasc. 1. 1893.

Rumm. Ueber die Wirkung der Kupferpräparate bei Bekämpfung der sogenanten Blattfallkrankheit der Weinrebe. «Berichte d. deutsch. botan. Gesellschaft». 1893.

и хорошо развитыя и слабыя растенія, первыя даже сильнѣе (въ случаѣ, напр., съ ржавчиной и мучнистой росой)[1]).

Таковы органическія особенности растительнаго иммунитета, ограничивающія, помимо воли человѣка, примѣненіе научнаго изслѣдованія. Можно сказать, что въ сущности, изслѣдованію у растеній подлежитъ главнымъ образомъ или почти исключительно естественный иммунитетъ, тогда какъ у животныхъ центръ вниманія современной научной работы направленъ на изученіе «пріобрѣтеннаго» иммунитета, на искусственное созданіе невоспріимчивости къ инфекціи.

Но все же и растительный иммунитетъ, сведенный такимъ образомъ къ естественному иммунитету, открываетъ еще достаточно простора для изслѣдованія.

Естественный иммунитетъ широко и закономѣрно распространенъ въ растительномъ мірѣ, какъ будетъ показано въ первой и четвертой главахъ и въ связи съ использованіемъ его гибридизаціей, заслуживаетъ бо́льшаго вниманія, чѣмъ ему удѣлялось до недавняго времени. Если у животныхъ изученіе естественнаго иммунитета представляетъ преимущественно теоретическій интересъ, то обратно, изслѣдованіе естественнаго иммунитета у растеній открываетъ широкія возможности использованія его для практическихъ цѣлей.

Критической сводкѣ нашихъ знаній объ естественномъ иммунитетѣ высшихъ растеній, изложенію современнаго состоянія ученія о растительномъ иммунитетѣ и выясненію закономѣрностей въ проявленіи естественной невоспріимчивости посвящается этотъ трудъ.

Библіографія по иммунитету растеній приведена въ концѣ книги. Номера въ скобкахъ въ текстѣ соотвѣтствуютъ ссылкамъ на соотвѣтствующіе номера перечня литературы. Въ текстѣ отмѣчены ссылки на работы, имѣющія косвенное отношеніе къ вопросамъ иммунитета.

---

[1]) Ячевскій, А. А. Фитопатологія. Томъ I. 1910, стр. 415—444.

ГЛАВА I.

Распространенность явленія невоспріимчивости къ инфекціоннымъ заболѣваніямъ среди высшихъ растеній.

Спеціализація паразитовъ по хозяевамъ-растеніямъ.

Приступая къ изученію біологіи паразитическихъ грибовъ—основного фактора инфекціонныхъ заболѣваній у растеній, микологъ незамѣтно для самого себя входитъ въ область явленій невоспріимчивости растеній къ заболѣваніямъ. Огромное большинство видовъ паразитическихъ грибовъ строго спеціализовано въ своемъ паразитизмѣ по хозяевамъ-растеніямъ и пріурочено къ опредѣленнымъ видамъ, родамъ и семействамъ; каждому роду растеній, какъ правило, свойственъ большій или меньшій рядъ видовъ грибовъ, исключительно паразитирующихъ на представителяхъ даннаго рода растеній: представители же иныхъ родовъ не поражаются этими грибами, иммунны къ нимъ, т.-е. остаются здоровыми при инфекціи этими грибами, даже при проникновеніи проростковъ въ ткани растеній. Микологъ, для котораго центръ вниманія въ біологіи и морфологіи грибовъ, естественно говоритъ о спеціализаціи паразитовъ, молчаливо признавая, что съ точки зрѣнія физіолога фактъ спеціализаціи грибовъ — синонимъ иммунитета растеній къ несвойственнымъ имъ паразитамъ.

Строгая спеціализація по хозяевамъ-растеніямъ наблюдается какъ среди высшихъ Базидіомицетныхъ, Полубазидіомицетныхъ (сем. Ustilaginaceae) и Сумчатыхъ грибовъ, такъ и среди низшихъ Слизистыхъ (Myxomycetes) и Оомицетныхъ, напр., у Cystopus candidus, Synchytrium taraxaci и другихъ. Наоборотъ, случаи полифагіи—неразборчивости въ хозяевахъ-растеніяхъ очень рѣдки: крайнимъ исключеніемъ являются такіе грибы, какъ изслѣдованная В. А. Траншелемъ, Puccinia isiacae Winter, развивающая эціdіи на растеніяхъ, принадлежащихъ семействамъ: Scrophulariaceae, Cruciferae, Caryophylleae, Umbelliferae, Chenopodiaceae, Valerianeae, Borragineae, Labiatae, Capparidaceae и телейтоспоры на Phragmites communis [1]) или ржавчина Cronatrium asclepiadeum Fr., у которой

[1]) Tranzschel. Beiträge zur Biologie der Uredineen. «Записки Ботан. Музея при Академіи Наукъ». Петроградъ. 1906, стр. 37—55. И въ «Annales mycologici». 1907, 1, стр. 32.

полифагія обратно проявляется въ стадіи телейто, паразитирующей на семействахъ Ranunculaceae, Asclepiadeae, Scrophulariaceae, Verbenaceae; эциди же развиваются на родѣ Pinus. (99). Но даже эти грибы—крайніе полифаги въ одной изъ стадій, какъ видно, проявляютъ себя монофагами въ другой стадіи.

Чаще всего спеціализація грибовъ ограничена рамками ботаническаго рода хозяевъ-растеній, откуда множество паразитическихъ грибовъ носитъ латинскія видовыя названія по роду растенія, на которомъ они паразитируютъ, и существуютъ даже спеціальные опредѣлители паразитическихъ грибовъ по родамъ растеній—хозяевъ. Другими словами, наиболѣе распространенной формой иммунитета среди растеній является родовой иммунитетъ.

Практически однако явленіе невоспріимчивости связывается обыкновенно съ проявленіемъ устойчивости отдѣльными сортами, разновидностями и расами, въ крайнемъ случаѣ видами. Родовой иммунитетъ не останавливаетъ на себѣ вниманія фитопатолога; онъ относитъ его къ болѣе общему явленію спеціализаціи паразитовъ по хозяевамъ. Такое узкое толкованіе иммунитета и отграниченіе его отъ явленій спеціализаціи паразитовъ по родамъ растеній имѣетъ свой смыслъ. Практически иммунитетъ рода растеній въ сущности мало интересенъ, такъ какъ взамѣнъ несвойственныхъ данному роду паразитовъ имѣется рядъ другихъ морфологическихъ и біологическихъ видовъ паразитическихъ грибовъ, исключительно свойственныхъ данному роду растеній, и для практика представляется значительно болѣе важнымъ не родовой иммунитетъ, а иммунитетъ отдѣльныхъ сортовъ и расъ въ предѣлахъ рода къ свойственнымъ этому роду паразитамъ. Обычно въ такомъ узкомъ толкованіи и трактуются явленія иммунитета растеній.

Но и при такомъ толкованіи и ограниченіи, явленія невоспріимчивости по существу неотдѣлимы отъ явленій спеціализаціи паразитовъ по хозяевамъ. Самая спеціализація грибныхъ паразитовъ представляетъ цѣлую градацію степеней отъ наиболѣе распространенной спеціализаціи по родамъ растеній, вплоть до отдѣльныхъ видовъ включительно. Въ особенности узко спеціализованы такъ наз. «біологическіе виды» широко распространенные среди паразитическихъ грибовъ, и отличающіеся другъ отъ друга почти исключительно по растеніямъ, на которыхъ они паразитируютъ. Наглядную градацію степеней спеціализаціи обнаруживаютъ грибные паразиты хлѣбныхъ злаковъ; здѣсь мы наблюдаемъ послѣдовательную серію переходовъ отъ ржаной спорыньи, въ кругъ паразитизма которой входитъ болѣе 10 различныхъ родовъ злаковъ, до мучнистой росы воздѣлываемаго ячменя (отдѣльнаго біологическаго вида), исключительно свойственной одному виду Hordeum vulgare L. (164).—Льняная ржавчина—Melampsora lini, напр., состоитъ изъ ряда біологическихъ видовъ ,паразитирующихъ только на опредѣленныхъ видахъ льна, такъ съ Linum usitatissimum ржавчина не переходитъ на морфологически

сходный съ нимъ видъ L. perenne; на видахъ Linum catharticum, L. tenuifolium, L. strictum, какъ выяснили изслѣдованія Palm'a, Körnicke и Бухгейма (24) паразитируютъ самостоятельные біологическіе виды, не переходящіе на другіе виды льна. Мучнистая роса—Erysiphe polygoni DC. съ краснаго клевера—Trifolium pratense не переходитъ на T. hybridum, T. repens, T. medium, T. montanum и другіе виды; видамъ T. incarnatum, T. medium и нѣкоторымъ другимъ свойственны свои самостоятельные біологическіе виды мучнистой росы (159).

Грани между спеціализаціей и сортовой невоспріимчивостью, въ ея обычномъ пониманіи, провести тѣмъ болѣе трудно, что устойчивые въ сильной степени къ заболѣваніямъ сорта часто какъ разъ ботанически соотвѣтствуютъ отдѣльнымъ генетически обособленнымъ видамъ; такое положеніе, напр., занимаютъ среди пшеницъ устойчивыя къ желтой и бурой ржавчинѣ однозернянки; по существу въ данномъ случаѣ можно было бы съ полнымъ правомъ говорить о томъ, что однозернянки не входятъ въ кругъ спеціализаціи пшеничной бурой и желтой ржавчины. Изъ культурныхъ овсовъ устойчивыми къ головнѣ являются также формы, относящіяся къ Avena brevis, A. strigosa, A. byzantina, т.-е. къ ботанически обособленнымъ видамъ. Теоретически такимъ образомъ явленія иммунитета представляютъ синонимъ спеціализаціи паразитовъ, съ той только разницей, что, говоря объ иммунитетѣ, мы условно переносимъ центръ вниманія на самое растеніе и практически относимъ въ рубрику иммунитета случаи крайней спеціализаціи паразитовъ, ограниченной отдѣльными расами, разновидностями, рѣже предѣлами видовъ.

Но и при такомъ суженномъ пониманіи явленій иммунитета передъ нами огромная область фактовъ. Почти всѣ воздѣлываемыя растенія, представленныя значительнымъ числомъ ботанически различимыхъ сортовъ, обнаруживаютъ явленія невоспріимчивости къ тѣмъ или другимъ паразитическимъ грибамъ. Изученіе культурныхъ растеній въ этомъ отношеніи находится еще въ начальной стадіи, но уже въ настоящее время для нѣкоторыхъ группъ растеній и грибовъ мы имѣемъ прочно установленныя данныя.

Шкалы отмѣтокъ степени воспріимчивости растеній.

Одна изъ особенностей явленій иммуннитета въ отличіе отъ спеціализаціи паразитовъ, въ обычномъ ея пониманіи, состоитъ въ томъ, что невоспріимчивость къ паразитическимъ грибамъ и бактеріямъ бываетъ обыкновенно не абсолютной, въ смыслѣ полной устойчивости сорта къ паразиту, а проявляется только въ бо́льшей или меньшей степени сопротивляемости растенія; явленія же спеціализаціи обыкновенно проявляются въ видѣ абсолютной устойчивости несоотвѣтствующихъ паразиту ра-

стеній [1]). При изученіи устойчивости какой-либо группы растеній къ тому или другому виду заболѣваній приходится прибѣгать къ особымъ шкаламъ степени устойчивости или шкаламъ поражаемости (при оптимальныхъ условіяхъ зараженія).

Во многихъ случаяхъ можно придерживаться Эриксоновской 4-хъ бальной шкалы отмѣтокъ, въ основу которой за мѣру степени поражаемости принято количество развившагося на растеніи гриба (напр., грибныхъ пустулъ ржавчины). Но Эриксоновская шкала слишкомъ схематична и, какъ показалъ опытъ, должна быть дополнена указаніями на морфологическія измѣненія, обнаруживаемыя растеніемъ подъ вліяніемъ паразита (отмираніе тканей листвы или стеблей, форма и размѣры грибныхъ пустулъ и т. д.) (191).

По отношенію къ листовымъ и стеблевымъ экто-и эндодермическимъ грибнымъ паразитамъ въ общихъ чертахъ можно намѣтить 4 типа взаимоотношеній растенія и паразита: 1. Когда растеніе совершенно иммунно и при зараженіи въ самыхъ оптимальныхъ условіяхъ не видно никакихъ слѣдовъ инфекціи, споры или не прорастаютъ на эпидермисѣ, или онѣ прорастаютъ, проникаютъ въ ткани хозяина, но не въ состояніи развить мицелій и нормальныя гаусторіи въ клѣткахъ и межклѣточныхъ пространствахъ. 2. Обратное явленіе происходитъ съ сильно воспріимчивыми растеніями, когда грибъ свободно проникаетъ въ растеніе, заражаетъ его; гаусторіи глубоко проникаютъ въ клѣтки хозяина, грибница образуетъ многочисленныя нормальныя подушечки (пустулы) споръ; клѣтки самого растенія, смежныя съ развившейся пустулой, при этомъ продолжительное время остаются внѣшне здоровыми, выполненными хлорофилломъ, производя, по выраженію Ward'a, впечатлѣніе «что грибъ (ржавчина или мучнистая роса) не разрушаетъ листъ, а медленно используетъ своего хозяина и даже стимулируетъ нѣкоторое время его клѣтки къ болѣе интенсивной жизнедѣятельности». Иными словами, при соотвѣтствіи гриба хозяину-растенію вначалѣ создаются какъ бы «симбіотическія отношенія» (Ward, Salmon, Zach).

Между этими двумя крайними положеніями размѣщаются всѣ возможныя степени проявленія большей или меньшей иммунности, съ которыми обыкновенно и приходится встрѣчаться при изученіи устойчивости растеній. 3. Въ однихъ случаяхъ рѣзко проявленнаго иммунитета грибъ проникаетъ въ ткани хозяина и блѣдныя пятна на листьяхъ и стеблякъ обнаруживаютъ присутствіе мицелія въ межклѣточныхъ пространствахъ и въ клѣткахъ (при зараженіи ржавчинниками и мучнисто-росыми

---

[1]) Рѣзкой грани однако не проводить и эта особенность сортового иммунитета. Извѣстно не мало случаевъ, когда спеціализованный къ опредѣленнымъ видамъ растеній грибъ въ очень слабой степени можетъ заражать и другіе виды растеній. Напр., мучнистая роса, живущая на Hordeum vulgare, не переходитъ обыкновенно на H. bulbosum, H. maritimum и H. murinum, но Salmon'y удавалось при искусственномъ зараженіи этимъ грибомъ вызывать образованіе маленькихъ группъ конидіофоръ («subinfection») на H. bulbosum, H. maritimum, H. secalinum и H. murinum. И наоборотъ существуютъ сорта пшеницы, абсолютно устойчивые къ пшеничной мучнистой росѣ, напр., одна персидская раса разновидности Triticum vulgare var. fuliginosum Al.

грибами), отчего часто весьма устойчивыя формы растеній, напр., у злаковъ и розъ, покрыты множествомъ мелкихъ желтоватыхъ и бурыхъ пятенъ, изъ которыхъ каждое представляетъ участокъ зараженія (Ward, Evans, Zach, Marryat); споры при этомъ или совершенно не образуются, или онѣ образуются, но не въ состояніи разорвать эпидермисъ и выйти наружу въ формѣ подушечекъ (напр., у однозернянокъ, устойчивыхъ къ бурой и желтой ржавчинамъ или у эммеровъ, устойчивыхъ къ мучнистой росѣ); изрѣдка мелкія подушечки гриба все же образуются и на такихъ иммунныхъ растеніяхъ. 4. Въ другихъ случаяхъ, болѣе частыхъ, споры образуются, подушечки прорываютъ эпидермисъ и свободно выходятъ наружу, иногда въ очень большомъ количествѣ, но бурыя и желтыя пятна, окружающія такія подушечки, обыкновенно болѣе мелкія по сравненію съ нормальными (во второмъ случаѣ), свидѣтельствуютъ объ отмираніи тканей растенія на мѣстѣ проникновенія гриба и о нарушеніи нормальнаго питанія клѣтокъ хозяина-растенія, а вмѣстѣ съ нимъ и паразита.

Приложенная въ концѣ книги цвѣтная таблица, изображающая степень устойчивости къ желтой ржавчинѣ (Puccinia glumarum Eriks.) пяти различныхъ сортовъ пшеницы, при оптимальныхъ условіяхъ зараженія, иллюстрируетъ принятую нами четырехбальную шкалу отмѣтокъ для листовыхъ видовъ ржавчины. Для другихъ видовъ ржавчины злаковъ цвѣтныя таблицы даны въ другой нашей работѣ (191). Принятая нами система отмѣтокъ поражаемости для листовыхъ видовъ ржавчины (какъ Puccina, Phragmidium, Uromyces) для взрослыхъ растеній, къ началу созрѣванія, при оптимальныхъ условіяхъ зараженія, имѣетъ слѣдующій видъ.

4. Растенія сильно поражаются ржавчиной. Верхніе листья сплошь покрыты крупными подушечками споръ; желтыхъ пятенъ отмирающей ткани листа вокругъ подушечекъ нѣтъ (см. рис. 1).

3. Растенія средне поражаются ржавчиной. Верхніе листья частью свободны отъ ржавчины; подушечекъ на среднихъ листьяхъ очень много, но въ общемъ, онѣ болѣе разсѣяны, явно мельче предыдущихъ и окружены участками пожелтѣвшей ткани листа (см. рис. 2).

2. Растенія поражаются слабо. Отдѣльныя мелкія подушечки гриба разсѣяны на листьяхъ. Очень рѣзко выражены участки желто-бурой ткани листа на мѣстахъ зараженія грибомъ. Часть подушечекъ не можетъ прорвать эпидермиса (см. рис. 3).

1. Растенія поражаются очень слабо. Одиночныя мелкія подушечки гриба на листьяхъ; очень часто подушечки не могутъ прорвать эпидермисъ. Мѣста зараженія грибомъ обнаруживаются участками желто-бурой ткани листа (см. рис. 4).

0. Полное отсутствіе развитія подушечекъ гриба (см. рис. 5).

Для мучнистой росы и для другихъ заболѣваній, въ особенности для головни, шкалу отмѣтокъ пришлось бы измѣнить соотвѣтствующимъ образомъ. Для выраженія степени устойчивости къ головнѣ (при оптимальныхъ условіяхъ зараженія) цѣлесообразно при описаніи опытовъ

съ зараженіемъ сортовъ приведеніе % заразившихся растеній. Впрочемъ необходимо имѣть въ виду, при чтеніи результатовъ опытовъ съ зараженіемъ разныхъ сортовъ головней и другими грибами, выраженныхъ въ % удачныхъ зараженій, что равномѣрное зараженіе растеній экспериментально почти не достижимо и различія въ нѣсколько процентовъ въ опытѣ совершенно не доказываютъ дѣйствительнаго сортового различія въ воспріимчивости. Какъ бы равномѣрно не заражать напр. сѣмена овса пыльной головней или сѣмена пшеницы мокрой головней, при прорастаніи споры гриба стряхиваются съ проростковъ и даже съ несомнѣнно сильно воспріимчивыми сортами не получается 100% зараженія, тѣмъ болѣе 100% недостижимы, напр., въ опытахъ съ зараженіемъ цвѣтовъ пшеницы или ячменя пыльной головней, при которыхъ неравномѣрность зацвѣтанія отдѣльныхъ цвѣтовъ въ колосѣ мѣшаетъ возможности равномѣрнаго зараженія. Изъ практики зараженія головней (Tilletia tritici, Ustilago tritici и U. avenae) большого числа сортовъ, мы пришли къ заключенію, что уже 10—25% заразившихся растеній и даже меньшій % удачнаго зараженія несомнѣнно указываютъ на сильную воспріимчивость сорта къ головнѣ.

Весьма существеннымъ дополненіемъ къ характеристикѣ реакціи между хозяиномъ-растеніемъ и паразитомъ во многихъ случаяхъ могутъ служить морфологическія особенности этой реакціи, которыя нерѣдко лучше всякой цифры и % опредѣляютъ, являются ли растенія устойчивыми или неустойчивыми. Такъ, напр., мелкозерный голый овесъ Avena nuda L. var. biaristata As. et Gr. въ полевыхъ условіяхъ въ отличіе отъ крупнозернаго голаго овса A. nuda var. inermis Keke сравнительно устойчивъ къ головнѣ Ustilago avenae; при искусственномъ зараженіи % заражавшихся растеній въ нашихъ опытахъ наблюдался тѣмъ не менѣе очень высокій (до 30%); устойчивость этого сорта однако обнаруживается и у зараженныхъ растеній тѣмъ, что колосковыя и большая часть цвѣточныхъ чешуй въ метелкахъ остается свободной отъ гриба, споры образуются только въ завязяхъ и тычинкахъ, тогда какъ у второго сорта, какъ и у большинства культурныхъ овсовъ, поражаются одинаково сильно и завязи, и чешуи. У нѣкоторыхъ же формъ Avena barbata, какъ показали наши опыты, заражаются пыльной головней только тычинки, при чемъ это явленіе повторяется изъ года въ годъ и въ немъ нѣтъ случайности.

Указанія на то, что растенія поражаются слабо, средне, или сильно приведенныя безъ условій опыта, которыми обыкновенно довольствуются при описаніи наблюденій, слишкомъ поверхностны и нерѣдко являются поводомъ къ смѣшенію настоящей невоспріимчивости, дѣйствительно присущей сорту, съ случайнымъ недостаткомъ грибной заразы. Исходя изъ существа природы невоспріимчивости, выявляющейся опредѣленной реакціей растенія по отношенію къ паразиту, мало пригоднымъ въ большинствѣ случаевъ, является распространенный въ Америкѣ при изслѣдованіяхъ по иммунитету методъ процентнаго учета зараженныхъ и не-

зараженныхъ растеній для характеристики сортовъ по устойчивости къ паразитамъ (Reed, Carleton, Johnson и др.). % зараженности далеко не всегда идетъ параллельно дѣйствительной устойчивости или неустойчивости сорта, а часто есть результатъ большаго или меньшаго количества заразы и благопріятныхъ или неблагопріятныхъ условій зараженія. Отношеніе хозяина-растенія къ паразитамъ характеризуется той или иной реакціей на паразита,—рѣдко совершеннымъ отсутствіемъ зараженія. Для чистолинейныхъ сортовъ, въ особенности, такой способъ учета степени устойчивости долженъ быть непріемлемымъ.

Распространенность явленія невосприимчивости среди воздѣлываемыхъ растеній.

Чтобы дать конкретное представленіе о распространенности явленій иммунитета среди воздѣлываемыхъ растеній, въ его узкомъ пониманіи, ниже мы приводимъ вкратцѣ сводку данныхъ о невосприимчивости среди главнѣйшихъ сельско-хозяйственныхъ растеній, а также среди нѣкоторыхъ наиболѣе распространенныхъ садовыхъ и огородныхъ растеній. Для многихъ растеній до сихъ поръ еще нѣтъ спеціальныхъ изслѣдованій въ этомъ направленіи, а имѣются только отдѣльныя наблюденія надъ небольшимъ числомъ сортовъ, разбросанныя въ агрономической и фитопатологической литературѣ. Приведеніе исчерпывающаго перечня культурныхъ растеній, въ отношеніи которыхъ имѣются положительныя данныя по этому вопросу, не входитъ въ задачу этой книги; это было бы затруднительно и потому, что самыя изслѣдованія въ этой области находятся въ начальной стадіи; каждый мѣсяцъ приноситъ новыя данныя о новыхъ группахъ растеній и о новыхъ заболѣваніяхъ, по отношенію къ которымъ наблюдались явленія иммунитета.

Особенно поучительную группу растеній, въ смыслѣ иммунитета, представляютъ хлѣбные злаки, заслуживающіе вниманія и по первостепенной важности въ практическомъ отношеніи, и по сортовому полиморфизму, и потому, что этой группѣ свойственны многочисленныя инфекціонныя заболѣванія весьма различной природы.

Пшеница. Число существующихъ сортовъ пшеницы огромно и до сихъ поръ, благодаря необычайному полиморфизму, еще недостаточно изучено; однѣхъ ботаническихъ сборныхъ разновидностей извѣстно болѣе двухсотъ [1]). Нѣкоторыя разновидности вида Triticum vulgare включаютъ цѣлые десятки самостоятельныхъ расъ, ботанически ясно различимыхъ, какъ напр., lutescens, Al., erythrospermum Koke, ferrugineum Al., fuliginosum Al. и др. Съ полнымъ правомъ можно считать число всѣхъ существующихъ, ботанически различимыхъ сортовъ-расъ превышающимъ двѣ тысячи; физіологическія и морфологическія различія

[1]) Флаксбергеръ, К. А. Опредѣлитель пшениць 1915. «Труды Бюро по прикладной ботаникѣ». Т. 8.

между отдѣльными видами (всего видовъ культурныхъ пшеницъ—8) и расами при этомъ во многихъ случаяхъ выражено настолько рѣзко, что нѣкоторыя формы съ трудомъ скрещиваются между собою или даже совершенно не скрещиваются. A priori, исходя изъ такого полиморфизма, можно было бы предполагать наличіе рѣзкихъ различій среди сортовъ пшеницы и по воспріимчивости къ тѣмъ или другимъ заболѣваніямъ.

Многочисленныя наблюденія въ различныхъ странахъ надъ сортами пшеницы въ отношеніи бурой ржавчины Puccinia triticina Eriks. [Eriksson, Henning въ Швеціи (42); Koernicke, Werner (104), Kirchner (94) въ Германіи; Vilmorin, Foëx во Франціи (57, 196). Н. Литвиновъ, А. Ячевскій, Новиковъ, Вавиловъ въ Россіи (191, 115, 137, 78); Albert и Gabrielle Howard въ Индіи (76, 77); Carleton, Freeman, Stackman въ С. Америкѣ (27, 60, 176) Cobb, Farrer въ Австраліи (30, 49)] показали, что весьма значительное число сортовъ ея въ большей или меньшей степени устойчиво къ этому виду листовой ржавчины. Въ результатѣ наблюденій надъ большимъ числомъ яровыхъ и озимыхъ сортовъ пшеницы (болѣе 1000) и разсмотрѣнія данныхъ другихъ изслѣдователей намъ удалось установить, что цѣлые сборные ботаническіе виды пшеницы, включающіе большое число разновидностей и сортовъ, именно Triticum durum, T. polonicum, T. turgidum и T. monococcum въ цѣломъ устойчивы къ бурой ржавчинѣ, въ особенности устойчивость рѣзко выражена въ послѣднемъ видѣ. Отдѣльныя устойчивыя формы имѣются и въ остальныхъ 4-хъ видахъ: T. vulgare, T. compactum, T. Spelta и въ особенности ихъ много среди T. dicoccum.

Еще больше устойчивыхъ формъ пшеницы существуетъ въ отношеніи къ желтой ржавчинѣ—Puccinia glumarum Eriks. Наблюденія Eriksson'a и Henning'a въ Швеціи, Foëx во Франціи, Литвинова въ Россіи и наши наблюденія надъ большимъ числомъ сортовъ въ Англіи и отчасти во Франціи въ 1913 и 1914 гг. позволяютъ сдѣлать выводъ, что такъ же, какъ и въ отношеніи къ бурой ржавчинѣ цѣлые ботаническіе виды пшеницы T. durum, T. turgidum, T. polonicum и T. monococcum въ значительной степени устойчивы къ желтой ржавчинѣ, послѣдній видъ въ особенности. Устойчивы также большая часть формъ T. dicoccum. Но и среди другихъ видовъ T. vulgare, T. compactum, T. Spelta, сильно поражаемыхъ бурой ржавчиной, весьма значительное число сортовъ устойчиво къ этому виду ржавчины. Наблюденія показали [1]), что многіе сорта мягкой пшеницы, воспріимчивые къ бурой ржавчинѣ, въ значительной степени устойчивы и къ желтой ржавчинѣ. Въ особенности поражаемыми являются нѣкоторые мѣстные сорта изъ Индіи, Персіи и Туркестана; по наблюденіямъ Percival и Biffen'a въ «ржавчинные» годы сорта эти настолько сильно покрываются ржавчиной, что зерно или не развивается или получается мелкимъ и щуплымъ. Большинство западно-европейскихъ сортовъ оказалось весьма устойчивымъ. Въ об-

[1]) Данныя эти опубликовываются здѣсь впервые и поэтому приведены болѣе подробно; см. гл. 4.

щемъ же до половины сортовъ изъ нѣсколькихъ сотъ T. vulgare, T. compactum и T. Spelta, изслѣдованныхъ нами, оказались болѣе или менѣе устойчивыми къ желтой ржавчинѣ.

Наблюденія Eriksson'a и Henning'a въ Швеціи надъ 107 различными озимыми и яровыми сортами мягкой пшеницы подтверждаютъ наше заключеніе. Беря максимальныя отмѣтки поражаемости за 4 года наблюденій (по Эриксоновской шкалѣ), мы находимъ, что

42 сорта проявили себя весьма устойчивыми (отмѣтка поражаемости отъ 0 до 2).

30 сортовъ » » средне устойчивыми (отмѣтка 3).

35 » » воспріимчивыми (отмѣтка 4).

И такимъ образомъ мы приходимъ къ выводу, что не менѣе половины всѣхъ существующихъ сортовъ пшеницы иммунно къ желтой ржавчинѣ; въ распоряженіи селекціонера имѣется такимъ образомъ огромное число устойчивыхъ формъ даже среди наиболѣе культивируемыхъ мягкихъ пшеницъ и самая проблема борьбы съ этимъ видомъ ржавчины становится болѣе чѣмъ простой [1]).

Меньше наблюденій сдѣлано по устойчивости пшеницъ по отношенію къ стеблевой, линейной ржавчинѣ Puccinia graminis Pers; видъ этотъ, хотя и представляетъ собою довольно обычнаго паразита пшеницы, появляется очень поздно, въ концѣ вегетаціоннаго періода на стебляхъ пшеницы, и обыкновенно большинство сортовъ, въ особенности озимыхъ уходятъ отъ него. Наиболѣе обстоятельныя изслѣдованія въ этомъ направленіи сдѣланы въ Америкѣ Carleton'омъ (28) и Stackman'омъ (176) и ими обнаруженъ, рядъ сортовъ, устойчивыхъ къ линейной ржавчинѣ; изъ нихъ 7 сортовъ принадлежитъ къ виду T. durum, нѣсколько сортовъ относятся къ T. dicoccum (остальные сорта оказались воспріимчивыми), иммунными оказались однозерянки (T. monococcum), какъ видъ и 2 сорта T. vulgare (Heine's Blue Stem и Rusting's Fife). Къ сожалѣнію Carleton и Stackman не указываютъ сортовъ, проявившихъ себя воспріимчивыми и мы не знаемъ велись ли ими наблюденія надъ устойчивостью представителей видовъ T. polonicum, T. turgidum, T. Spelta. Во всякомъ случаѣ число сортовъ пшеницы, устойчивыхъ къ стеблевой ржавчинѣ значительно меньше чѣмъ, въ отношеніи бурой ржавчины: наблюденія на Московской Селекціонной станціи на очень позднихъ посѣвахъ спеціально высѣвавшихся для зараженія этимъ видомъ ржавчины обнаружили, что многія твердыя пшеницы и нѣкоторыя изъ мягкихъ весьма устойчивыхъ къ бурой ржавчинѣ, въ значительной степени могутъ поражаться этимъ грибомъ, даже наиболѣе устойчивыя однозерянки все же въ слабой степени поражаются этой ржавчиной.

---

[1]) Отъ проф. Percival'я, при сообщеніи ему этого результата наблюденій, намъ пришлось слышать, что къ этому выводу пришелъ и онъ въ результатѣ многихъ лѣтъ работы надъ моногрефической обработкой группы пшеницъ.

Отношеніе пшеницъ къ мучнистой росѣ Erysiphe graminis DC. въ общемъ напоминаетъ характеристику пшеницъ по устойчивости къ бурой ржавчинѣ. Виды пшеницы, какъ было показано наблюденіями на Московской Селекціонной станціи въ полевыхъ условіяхъ характеризуются почти такъ же, какъ и въ отношеніи къ бурой ржавчинѣ. T. durum, T. turgidum, T. polonicum, T. monococcum относительно устойчивы. Виды T. vulgare, T. compactum, T. Spelta въ общемъ воспріимчивы; среди вида T. dicoccum имѣются и тѣ и другія расы. Нѣкоторыя расы, принадлежащія къ видамъ T. vulgare и T. dicoccum, выдѣляются совершенной невоспріимчивостью къ мучнистой росѣ (изслѣдованія Reed'a и Вавилова).

Иначе дѣло обстоитъ съ иммунитетомъ пшеницъ къ головнѣ. Обширныя изслѣдованія Kirchner'a въ Германіи показали, что огромное большинство какъ озимыхъ, такъ и яровыхъ сортовъ пшеницы воспріимчивы къ твердой, вонючей головнѣ Tilletia tritici Wint. Изъ изслѣдованныхъ 380 сортовъ огромное большинство проявило себя сильно воспріимчивымъ къ этой головнѣ. Воспріимчивыми оказались всѣ разновидности видовъ T. turgidum и T. dicoccum, сорта принадлежащіе къ видамъ T. polonicum, T. durum, T. monococcum, T. Spelta, T. compactum, T. vulgare. 34 сорта или совершенно не заразились головней, или у нихъ оказался зараженнымъ незначительный % растеній. Нѣкоторые изъ этихъ 34 сортовъ, по изслѣдованіямъ другихъ авторовъ и нашимъ опытамъ оказались поражаемыми и устойчивость ихъ въ опытахъ Kirchner'a очевидно есть результатъ случайнаго незараженія сѣмянъ (92, 93, 94). Въ главѣ 4-й мы подробнѣе остановимся на этомъ вопросѣ, здѣсь же замѣтимъ только, что намъ представляется, что вообще устойчивыхъ сортовъ пшеницы къ твердой головнѣ не имѣется или таковые представляютъ крайне рѣдкое исключеніе. При посѣвѣ же полбовидныхъ пшеницъ колосками съ чешуями, какъ это обыкновенно дѣлается на практикѣ, они остаются незараженными (зараженіе твердой головней происходитъ черезъ сѣмена) и практически слѣдовательно являются устойчивыми.

Близкій морфологически и біологически къ Tilletia tritici Wint. видъ твердой головни пшеницы Tilletia levis Kühn повидимому, одинаково ведетъ себя и въ отношеніи сортовъ пшеницы. T. Ferraris (51) сообщаетъ о пораженіи имъ какъ видовъ Triticum vulgare, T. Spelta, T. durum, такъ и T. dicoccum, T. turgidum и T. monococcum (стр. 566).

Для пыльной головни пшеницы Ustilago tritici Rostrup, заражающей завязи во время цвѣтенія, данныхъ въ литературѣ очень мало. Наши опыты съ искусственнымъ зараженіемъ большого числа сортовъ пшеницы (болѣе 100) этой головней, а также наблюденія надъ посѣвами многихъ сортовъ, обнаружили, что одинаково хорошо заражаются представители видовъ T. monococcum, T. dicoccum, T. turgidum, иммунныхъ къ ржавчинамъ такъ и всѣ сорта обыкновен-

ныхъ пшеницъ T. vulgare, T. compactum, T. Spelta; въ сильной степени могутъ заражаться ею и всѣ разновидности твердыхъ пшеницъ. А. А. Ячевскій сообщаетъ, что волжскіе эммеры сильно страдаютъ отъ пыльной головни. Изрѣдка поражается пшеничной пыльной головней также рожь. (Подробнѣе см. гл. 4-ю). Данныя а также и теоретическія соображенія, подробно развиваемыя въ 4-й главѣ, заставляютъ насъ сомнѣваться въ наличіи сортовъ (или расъ) пшеницы, дѣйствительно устойчивыхъ къ пыльной головнѣ. Но практически обыкновенно твердыя пшеницы и полбяные хлѣба (T. monococcum, t. dicoccum, T. Spelta) часто бываютъ меньше поражены этимъ видомъ головни, чѣмъ мягкія пшеницы, такъ какъ доступъ къ завязямъ споръ головни у этихъ видовъ въ нормальныхъ условіяхъ болѣе затрудненъ. благодаря болѣе закрытому цвѣтенію.

Относительно устойчивости сортовъ озимой пшеницы къ Fusarium nivale имѣются лишь отдѣльныя указанія на существованіе различій сортовъ въ стойкости къ этому грибу (75).

Имѣются въ литературѣ также указанія о различной поражаемости сортовъ пшеницы Fusarium roseum, вызывающимъ явленіе «пьянаго хлѣба». Подробныя свѣдѣнія по этому вопросу даются въ книгѣ Н. А. Наумова (131). Различную поражаемость сортовъ пшеницы Fusarium roseum неоднократно приходилось наблюдать и намъ, но въ этомъ случаѣ разная поражаемость совершенно не стоитъ въ связи съ сортовыми различіями, а обусловливается иными причинами. Поражаются этимъ грибомъ обыкновенно сорта, мало подходящіе къ условіямъ района, безотносительно, къ какому ботаническому виду пшеницы они относятся. Не поражаются сорта, хорошо вызрѣвающіе и вообще по вегетаціонному періоду подходящіе для района. Такъ подъ Москвой наиболѣе поражаются многія туркестанскія и персидскія мягкія пшеницы, очень сильно поражаются также восточныя и южныя твердыя пшеницы, обыкновенно не вызрѣвающія въ условіяхъ этого района. Къ осени эти сорта вообще сильно поражаются сапрофитическими грибами, напр., Cladosporium,— представляя благодарный субстратъ для сапрофитическихъ и полусапрофитическихъ грибовъ. Очевидно такова же причина сильнаго пораженія пшеницъ Fusarium roseum—по природѣ своей представляющаго полусапрофита. Этимъ мы объясняемъ сильную распространенность въ Уссурійскомъ краѣ «пьянаго хлѣба», такъ какъ по всѣмъ даннымъ поражаются тамъ въ особенности ввезенные туда сорта европейскихъ хлѣбныхъ злаковъ, мало подходящіе къ этому краю. И вопросъ борьбы сводится въ данномъ случаѣ къ подысканію не устойчивыхъ, а вообще хорошо вызрѣвающихъ и подходящихъ для района сортовъ.

Спорыньей—Claviceps purpurea, Tul. пшеницы поражаются мало, благодаря своему закрытому цвѣтенію, въ отдѣльныхъ же случаяхъ рожки спорыньи попадаются у всѣхъ видовъ [1]) пшеницъ.

---

[1]) Указаніе Biffen'a (15) на исключительную стойкость къ спорыньѣ нѣкоторыхъ сортовъ пшеницы и воспріимчивость междувидовыхъ гибридовъ, основано, какъ увидимъ въ 6-й главѣ, на невѣрномъ толкованіи фактовъ.

включая T. monococcum и T. turgidum. Въ С. Персіи намъ пришлось наблюдать сильное пораженіе спорыньей твердыхъ пшеницъ (var. hordeiforme и var. coerulescens).

Ячмень. Ячмень, такъ же, какъ и пшеница, представляетъ весьма полиморфное растеніе; однихъ ботаническихъ сборныхъ разновидностей ячменя Кернике насчитываетъ 38, не считая гибридныхъ формъ, полученныхъ искусственнымъ путемъ; нѣкоторыя изъ нихъ, какъ pallidum, nutans, представлены большимъ числомъ расъ. Несмотря на лучшую изученность ячменя, полной монографіи всѣхъ сортовъ—расъ ячменя до сихъ поръ не имѣется; мы все же будемъ близки къ истинѣ, если примемъ общее число ихъ равнымъ не менѣе 200. Разнообразіе сортовъ ячменя, во всякомъ случаѣ, менѣе выражено, и разновидности и расы ячменя не столь обособлены, какъ у пшеницъ; всѣ формы ячменя, по опытамъ Biffen'a и Московской Селекціонной станціи свободно скрещиваются между собой и даютъ плодовитое потомство, безразлично, будемъ ли мы скрещивать расы Hordeum distichum между собою или съ расами H. hexastichum. Соотвѣтственно съ этимъ и явленія иммунитета въ этой группѣ не такъ рѣзко выражены, какъ у пшеницъ, нѣтъ такихъ совершенно устойчивыхъ сортовъ, какъ однозернянки или нѣкоторыя расы T. dicoccum.

Первыя указанія на различія сортовъ ячменя по устойчивости къ ржавчинѣ имѣются еще у Теофраста (Книга 8, гл. 10)[1]). Значительное число сортовъ ячменя сравнительно устойчиво къ желтой и ячменной ржавчинамъ Puccinia glumarum Eriks. и P. simplex Eriks. Какъ выяснено наблюденіями Eriksson'a, Henning'a, Литвинова и нашими (въ теченіе 1911—1918 г.г.) устойчивыми къ ячменной ржавчинѣ являются всѣ расы разновидности Hordeum vulgare var. coeleste L. (parvum R. Regel, himalaense Rittig, violaceum Kcke и Walpersi Kcke)—шестирядные голые ячмени, pallidum praecox R. Regel, озимыя расы разновидности nigrum Willd.: elongatum R. Regel и daghestanicum R. Regel, H. distichum var. spontaneum Korshinskianum R. Regel, var. leiorrhynchium f. hirtiusculum Regel, var. persicum f. eriwanense Regel, var. medicum f. decolarotoides Regel, var. nudodeficiens Kcke, var. erectum f. anglicum Regel, Свалёфская линія той же разновидности Cou de cygne; нѣкоторыя расы разновидности nutans, какъ colchicum Regel, chevalieri Regel, germanicum Regel (Frankengerste).

Къ желтой ржавчинѣ устойчивы шестирядные ячмени: var. pallidum f. aestivum Regel, f. praecox Regel, var. ricotense f. Stassewitschi Reg., var. leirrynchium f. Nekludowi Reg., var. trifurcatum Schlecht. Сравнительно устойчивы (хотя и въ слабой степени) многія расы разновидностей nutans Schüb., erectum Schübl., Steudeli Kcke, abyssinicum Ser.

Къ линейной ржавчинѣ Puccinia graminis Pers. устойчивыхъ сортовъ ячменя не найдено. «Различные виды и разновидности ячменя въ 1863 г. и въ засушливомъ 1860 г.—пишетъ Koernicke,

[1]) Theophrast's Naturgeschichte der Gewächse. Uebersetzt und erläutert von K. Sprengel. Altona 1822, стр. 301.

имѣвшій въ своемъ распоряженіи большую коллекцію сортовъ ячменя—почти всѣ были болѣе или менѣе сильно покрыты на листовыхъ влагалищахъ P. graminis» (103). «Что касается линейной (черной) ржавчины,—резюмируетъ свои наблюденія Eriksson,—то опредѣленныхъ различій въ воспріимчивости отдѣльныхъ сортовъ къ этому грибу не удалось установить» (42, стр .346).

Англійскимъ микологомъ E. Salmon'омъ установлено, что рядъ сортовъ ячменя устойчивъ къ мучнистой росѣ Erysiphe graminis DC. (164). Наиболѣе устойчивыми оказались: всѣ шестирядные голые ячмени, относящіеся къ разновидности H. vulgare var. coeleste (расы parvum, himalaense, Walpersii, violaceum), H. (zeocriton var. melanozeocriton, H. vulgare var. crispum, H. distichum vars. pictum, eingens, medicum, persicum, laxum, ianthinium, ramulosum, nigrosubinerme, Rimpaui; H. decipiens vars. triceros, nudodeficiens; H. hexastichum var. hexastichoramosum; H. spontaneum [1]). Сравнительно мало воспріимчивыми проявили себя также H. vulgare vars. leiorrynchum, longihamztum; H. zeocriton var nutogens; H. distichum vars. nigriscens, utriculatum, rigens; H. decipiens vars. decorticatum, serratum, gymnospermum, duploalbum; H. hexastichum vars. recens, brachyatherum; H. intermedium var. Haxtoni [2]). Результаты нашихъ наблюденій въ Англіи надъ сортами ячменя вполнѣ совпадаютъ съ выводами Salmon'a.

Относительно устойчивости сортовъ ячменя къ твердой и пыльной головнѣ—Ustilago hordei Kellerm. et Swin. и U. nuda Kell. et Sw. данныхъ сравнительно мало. Намъ приходилось наблюдать твердую головню въ большомъ количествѣ на различныхъ разновидностяхъ двурядnаго и шестирядnаго ячменей, на coeleste, pallidum, nudum, nutans, erectum—Неустойчивъ къ ней и H. spontaneum Korshinskianum. Наблюденія Freeman'a и Johnson'a въ Америкѣ (59) показали, что всѣ изслѣдованные ими двурядные и шестирядные ячмени заражались пыльной головней и хотя небольшія различія въ процентѣ пораженныхъ растеній при одинаковыхъ условіяхъ зараженія и были констатированы, по мнѣнію Freeman'a и Johnson'a, различія эти не рѣзки и не имѣютъ практическаго значенія (стр. 41). Поражается пыльной головней и Hordeum spontaneum Korshinskianum. Больше того, недавніе опыты W. Lang'a съ искусственнымъ зараженіемъ обнаружили, что Ustilago nuda, взятая съ ячменя, можетъ заражать даже пшеницу (сортъ Kirscher Dickkopfweizen) (110 стр. 18—19).

Изъ несовершенныхъ грибовъ, поражающихъ ячмень, довольно часто развивается въ большомъ количествѣ пятнистость-Hel-

---

[1]) Въ Горной Бухарѣ и въ Закаспійской области около Кушки нами собраны въ 1916 г. образцы дикаго ячменя H. spontaneum, сильно пораженные Erysiphe graminis. Salmon не указываетъ точно расы, надъ которою онъ велъ свои наблюденія. Возможно, что у него была иная форма, чѣмъ та, какую мы наблюдали въ Туркестанѣ.

[2]) Salmon придерживается въ номенклатурѣ сортовъ принятой въ Англіи классификаціи ячменей E. S. Beaven'a, см. «Varieties of Barley» by E. S. Beaven. «Journal of the Federated Institution of Brewing». Vol. 8 № 5. 1902.

minthosporium gramineum Rabh. (Eriks). Наблюденія надъ сортами ячменя на Московской Селекціонной станціи въ согласіи съ наблюденіями Kölpin Rawn'a въ Даніи (100) Eriksson'a въ Швеціи (43), и Kiessling'a въ Баваріи (95) обнаружили, что многіе двурядные ячмени, принадлежащіе къ разновидностямъ nutans (напр., расы colchicum Regel, praecocius Regel, princeps), medicum Kcke, persicum Kcke мало поражаются этимъ грибомъ. По наблюденіямъ въ Приморской области мало поражаются двурядные ячмени: Ганна, Лебединая шея и нѣкоторые другіе (41, стр. 532). Гораздо болѣе воспріимчивыми являются расы, принадлежащія къ разновидности erectum (по наблюденіямъ Kölpin Rawn'a и Eriksson'a) и шестирядные ячмени, хотя среди послѣднихъ имѣются и стойкія формы, напр., по нашимъ наблюденіямъ var. ricotense Stassewitschi R. Regel. Какъ показали недавнія изслѣдованія Kiessling'a (95) сортовыя различія по воспріимчивости къ этой болѣзни являются вполнѣ унаслѣдуемыми.

Въ нѣмецкой селекціонной литературѣ имѣется указаніе, что селекціонеру Schliephacke (16 и 158) удалось, путемъ скрещиванія, вывести двурядный озимый ячмень, мало поражаемый Fusarium nivale.

Овесъ. Приближаясь численно по сортовому разнообразію къ ячменю (29 сборныхъ разновидностей по Кернике), овесъ обнаруживаетъ болѣе рѣзкія морфологическія и физіологическія различія между отдѣльными сортами. Такія формы овса, какъ Avena brevis, A. strigosa, A. nuda var. biaristata стоятъ особнякомъ среди культурныхъ разновидностей и не скрещиваются съ ними. Изслѣдованія послѣднихъ лѣтъ выяснили, что вообще группа культурныхъ овсовъ полиморфнаго происхожденія. Соотвѣтственно съ этимъ болѣе глубоко выраженнымъ сортовымъ полиморфизмомъ болѣе рѣзко проявляются и различія между сортами по устойчивости къ паразитамъ по сравненію съ группою ячменя.

Наши наблюденія надъ овсами на Московской Селекціонной станціи въ теченіе 6 лѣтъ обнаружили рядъ сортовъ, иммунныхъ къ листовой корончатой ржавчинѣ — Puccinia coronifera Kleb. Изъ 400 изслѣдованныхъ сортовъ, собранныхъ изъ разныхъ районовъ Европейской и Азіатской Россіи и изъ Западной Европы, найдено 10 сортовъ весьма устойчивыми (максимальная отмѣтка поражаемости въ полевыхъ условіяхъ 1—2 по вышеприведенной шкалѣ); 26 сортовъ оказались средне-устойчивыми (отмѣтка 3).

Иначе дѣло обстоитъ съ линейной стеблевой ржавчиной Puccinia graminis Pers. Изъ 400 сортовъ только 2 сорта проявили себя сравнительно устойчивыми; всѣ остальные, принадлежащіе къ различнымъ разновидностямъ овса, оказались сильно воспріимчивыми къ этой ржавчинѣ и безнадежными въ смыслѣ селекціи на иммунитетъ.

По устойчивости сортовъ овса къ мучнистой росѣ Erysiphe graminis DC. данныхъ сравнительно мало. Американскій

изслѣдователь Reed (147) искусственно заражалъ подъ стеклянными колпаками молодыя растеньица 48 сортовъ овса, принадлежащихъ къ 17 различнымъ ботаническимъ видамъ, и пришелъ къ выводу, что устойчивыхъ сортовъ овса не существуетъ; не заразились въ его опытахъ только дикіе виды: Avena bromoides Gen. и A. sempervirens Vill.; удалось заразить даже такіе виды, какъ A. brevis Roth., A. strigosa Schreb., A. pratensis L. (14% отъ общаго числа заражавшихся растеній), A. pubescens Huds., и Arrenatherum avenaceum Beaw. Въ 1914 г. мы имѣли возможность испытать въ Мертонѣ (Англія) рядъ сортовъ овса и овсюга въ полевыхъ условіяхъ въ отношеніи къ мучнистой росѣ. Наблюденія обнаружили, что большинство обыкновенныхъ сортовъ сильно поражается мучнистой росой, но такія формы культурныхъ овсовъ, какъ A. brevis, A. strigosa [1]) и одна раса, принадлежащая къ разновидности A. diffusa Aschr. et Gr. var. brunnea Kcke (отличающаяся отъ другихъ расъ этой разновидности очень тонкой соломой и узкой листвой) проявили себя въ значительной степени устойчивыми, рѣзко выдѣляясь въ этомъ отношеніи отъ росшихъ съ ними рядомъ воспріимчивыхъ сортовъ овса. (Максимальныя отмѣтки поражаемости были для A. strigosa—1, для A. brevis—2, для brunnea—$2^1/_2$). Кажущееся противорѣчіе нашихъ наблюденій съ выводами Reed'a объясняется тѣмъ, что Reed учитывалъ только % числа зараженныхъ растеній (въ молодомъ состояніи), не учитывая того, насколько сильно поражаются сами заразившіяся растенія; а такъ какъ A. brevis и A. strigosa не абсолютно устойчивы къ мучнитсой росѣ, а заражаются, хотя и значительно меньше обыкновенныхъ культурныхъ сортовъ (что ясно при наблюденіяхъ надъ взрослыми растеніями въ полевыхъ условіяхъ), то понятно, почему у Reed'a эти овсы попали въ рубрику воспріимчивыхъ.

Огромное большинство сортовъ и видовъ секціи Euavena Griseb., включая даже такіе виды, какъ A. clauda DR. и A. pilosa M. Bieb. сильно **воспріимчивы къ головнѣ—Ustilago avenae Rostrup.** Но все же къ этому грибу имѣются и весьма устойчивыя формы среди культурныхъ овсовъ. Въ теченіе четырехъ лѣтъ, несмотря на многочисленныя и многократныя зараженія A. brevis Roth. и A. strigosa Schreb. (обыкновенныхъ расъ съ темно-сѣрыми цвѣточными чешуями и высокостебельной формы, извѣстной подъ названіемъ Pied de mouche) намъ не удалось ни въ полевыхъ условіяхъ, ни въ вегетаціонномъ домикѣ вызвать развитіе головни у этихъ растеній, въ то время какъ другіе 113 сортовъ овса при тѣхъ же условіяхъ легко заражались и проявили себя воспріимчивыми. Устойчивость A. brevis и A. strigosa къ Ustilago avenae подтверждается

---

[1]) Въ ботаническомъ саду Кью (Лондонъ) намъ пришлось въ 1914 г. видѣть дѣлянку Avena strigosa, сравнительно сильно пораженную мучнистой росой. При изслѣдованіи эта форма A. strigosa оказалась совершенно иной и отличалась рядомъ морфологическихъ признаковъ отъ нашей иммунной формы. Верхнія части цвѣточныхъ чешуй этой воспріимчивой расы покрыты длинными волосками; у иммунной расы онѣ почти голыя; цвѣточныя чешуи иммунной формы темно-сѣраго цвѣта; у воспріимчивой онѣ бѣловатой окраски. Имѣются и другія различія.

опытами Swingle (183) и Reed (148, 152). Устойчивымъ въ нашихъ опытахъ оказался также A. byzantina C. Koch. Мелкій голый овесъ — A. nuda L. var. biaristata As. et Gr. въ отличіе отъ другихъ поражаемыхъ сортовъ при заражении головней не обнаруживалъ развитія споръ въ цвѣточныхъ и колосковыхъ чешуяхъ, проявляя такимъ образомъ сравнительно меньшую воспріимчивость къ грибу. У нѣкоторыхъ расъ A. barbata головня развивается только въ тычинкахъ.

Рожь въ отличіе отъ другихъ хлѣбныхъ злаковъ, благодаря присущему ей перекрестному опыленію, не имѣетъ рѣзко отграниченныхъ ботаническихъ разновидностей, и десятки сортовъ ея, извѣстныхъ въ практикѣ подъ разными названіями, хотя и представляютъ нѣсколько различные комплексы формъ, трудно опредѣлимы ботанически. Испытаніе сортовъ ржи на устойчивость также затруднено невозможностью сохранить сорта въ чистотѣ. Въ литературѣ имѣется много указаній на устойчивость отдѣльныхъ сортовъ ржи къ ржавчинѣ, къ сожалѣнію по большей части безъ указанія вида ржавчины, къ которому относятся эти наблюденія. Такъ устойчивость нѣкоторыхъ сортовъ отмѣчаетъ Werner, не указывая точно вида ржавчины (104) [1]. А. А. Ячевскій считаетъ устойчивыми къ бурой ржавчинѣ — Puccinia dispersa Eriks. Шампанскую рожь и обыкновенную кустовку (78); Eriksson наблюдалъ различія въ степени поражаемости сортовъ ржи желтой ржавчиной — Puccinia glumarum Eriks., при воздѣлываніи ихъ рядомъ въ одинаковыхъ условіяхъ (42). М. А. Новиковъ (137) отмѣтилъ устойчивость къ бурой ржавчинѣ Зеландской ржи, Пробштейскаго перерода, оригинальной Кампинской датской, Пробштейской и Петкусской съ Собѣшинской станціи.

Нерѣдко характеристики сортовъ ржи у различныхъ авторовъ противорѣчатъ другъ другу, что можетъ быть объяснено тѣмъ, что подъ однимъ и тѣмъ же названіемъ наблюдались различные ботаническіе комплексы формъ.

Въ отношеніи къ линейной стеблевой ржавчинѣ Puccinia graminis Pers. устойчивыхъ сортовъ ржи, повидимому не имѣется. «Многочисленные, испытывавшіеся въ 1863 году сорта ржи—сообщаетъ Кернике,—были всѣ сильно поражены Puccinia graminis Pers. (103).

Не имѣется устойчивыхъ сортовъ ржи и по отношенію къ спорыньѣ — Claviceps purpurea Tul. Сильно поражаются спорыньею не только всѣ культурные сорта Secale cereale, но и дикая горная рожь—Secale montanum [2]).

Просо. Наиболѣе серьезнымъ грибнымъ паразитомъ проса является головня — Ustilago panici-miliacei Wint. Изслѣдованія сортовъ проса на устойчивость къ этому грибу, предпринятыя нами

---

[1]) Повидимому указанія Werner'a относятся къ бурой ржавчинѣ—P. dispersa, очень распространенной въ Германіи.

[2]) Schindler F. Der Getreidebau. Berlin 1909, стр. 60.

совмѣстно съ В. А. Поповой (искусственно заражались сѣмена и проростки) обнаружили, что всѣ сорта воздѣлываемаго проса, принадлежащіе ко всѣмъ ботаническимъ разновидностямъ Panicum miliaceum, включая дико растущую форму въ Амурской области, воспріимчивы къ головнѣ. Совершенно не поражаются просяной головней другіе виды Panicum, какъ P. Crus Galli, P. italicum, P. lineare и др.

Кукуруза. Кукуруза, какъ и просо, страдаетъ главнымъ образомъ отъ головневыхъ грибовъ, Ustilago Reiliana Kühn и U. maydis D. S.—пузырчатой головни. Несмотря на большое сортовое разнообразіе кукурузы, сортовъ въ значительной степени устойчивыхъ къ этимъ видамъ головни не найдено и установлено даже, что виды кукурузной головни переходятъ на Euchlena mexicana и E. luxurians (теосинте), растенія, правда, генетически близко стоящія къ кукурузѣ и скрещивающіяся съ ней (25, 40). Johnson (86) сообщаетъ всеже, что нѣкоторые сорта кукурузы (названія ихъ не приведены авторомъ) поражаются менѣе, чѣмъ другіе пузырчатой головней (стр. 28).

Къ кукурузной ржавчинѣ—Puccinia maydis Bereng сортовыя различія выражены рѣзче, чѣмъ по отношенію къ головнѣ. Имѣются опредѣленныя указанія на существованіе различій въ воспріимчивости отдѣльныхъ сортовъ. Въ Южной Африкѣ по наблюденіямъ Evans'a въ особенности воспріимчивы сорта Transvaal Yellow и Egyptian; другіе сорта (въ томъ числѣ теосинте) страдаютъ меньше (25, стр. 406).

Рисъ. Несмотря на то, что рисъ культивируется въ оптимальныхъ условіяхъ влажности, считающихся особенно благопріятными для развитія грибовъ, растеніе это сравнительно мало страдаетъ отъ паразитическихъ грибовъ; поэтому мы имѣемъ мало наблюденій и по устойчивости сортовъ риса къ грибнымъ заболѣваніямъ [1]).

Данныя по устойчивости риса имѣются по отношенію къ Piricularia oryzae Br. Наблюденіями въ Италіи (51, стр. 859) выяснено, что наиболѣе воспріимчивыми къ этому паразиту являются обыкновенные итальянскіе сорта: Oryza sativa var. communis и O. sativa v. pubescens (Ostigliese), менѣе воспріимчивы сорта Novarese (O. sativa. v. saroliniana) и Francone (O. sativa carolin. subv. Francone); самыми же устойчивыми проявили себя нѣкоторые японскіе сорта риса.

Рядъ японскихъ сортовъ риса устойчивъ и къ другому распространенному паразиту—рисовой ржавчинѣ—Puccinia oryzae. Наблюденія Jose въ Испаніи установили, что японскіе сорта Shiraighe, Onsen, Oba и Kitakawa устойчивѣе другихъ сортовъ къ рисовой ржавчинѣ (91).

---

[1]) Тѣмъ не менѣе списокъ грибовъ, паразитирующихъ на рисѣ, включая сапрофитовъ, довольно великъ и достигаетъ по даннымъ Miyake въ Японіи 76 видовъ. См. Ichiro Miyake. Studien über die Pilze der Reispflanze in Japan. «Journal of the College of Agriculture in Tokyo». Vol. 2. 1909—1911 pp. 237—276.

Вопросъ о существованіи устойчивыхъ сортовъ риса къ Sclerotium Oryzae Catt. не вполнѣ выясненъ [1]).

Кормовые злаки. Явленіе невоспріимчивости подмѣчено и среди кормовыхъ злаковъ. Такъ у тимофеевки Phleum pratense по наблюденіямъ Webber'a, Johnson'a и Clark въ Америкѣ (85), Witte въ Швеціи (202, 203, 204) и нашимъ въ Петровско-Разумовскомъ, имѣются формы въ значительной степени устойчивыя къ ржавчинѣ—Puccinia Phlei pratensis Eriks. У ежи сборной Dactylis glomerata констатированы формы устойчивыя къ ржавчинѣ Uromyces Dactylidis Orth. (Witte, 203). Для англійскаго райграса Lolium perenne Витте нашелъ различія у отдѣльныхъ формъ въ степени устойчивости къ корончатой ржавчинѣ Puccinia lolii. Высокая овсяница Festuca elatior L. въ отличіе отъ близкой къ ней F. pratensis Huds., нерѣдко соединяемой съ ней въ одинъ видъ, по наблюденіямъ въ Америкѣ (143, стр. 209) сильно устойчива къ Puccinia lolii. Отдѣльныя формы французскаго райграса Arrhenatherum elatior устойчивы къ Puccinia arrhenatheri Kleb. (Witte, 204, стр. 61—62); отмѣчены различія въ воспріимчивости формъ Alopecurus pratensis къ ржавчинѣ Puccinia perplexans Plowright (Witte, 204, стр. 62).

Всѣ разновидности сорго подвержены заболѣванію, вызываемому Bacillus sorghi, но повидимому, существуютъ формы въ значительной степени стойкія къ этой болѣзни (148, стр. 277). Среди вида Bromus uniloides—весьма цѣннаго кормового злака Новой Зеландіи, путемъ селекціи былъ выдѣленъ типъ, названный «Moumahaki» No 6, непоражаемый головней Ustilago bromivora; повидимому, непоражаемость головней въ этомъ случаѣ связана съ закрытымъ цвѣтеніемъ этой формы, обусловленнымъ срастаніемъ наружныхъ чешуй (Hill, 73).

Ленъ. Наблюденія въ Швеціи (Erikslon, 43), въ С. Америкѣ (Bolley. 16, 19, 20), въ Россіи (Дьяконовъ, Вавиловъ) показали, что среди сортовъ льна существуютъ значительныя различія въ степени поражаемости ржавчиной Melampsora lini Tul.; въ общемъ больше поражаются льны-кудряши, возделываемые ради сѣмянъ; нѣкоторые изъ льновъ-долгунцовъ проявляютъ сильную устойчивость къ ржавчинѣ.

Bolley'ю удалось вывести изъ сѣмянъ, собранныхъ въ Россіи, сорта льна, устойчивые къ «увяданію», вызываемому грибомъ Fusarium lini Bolley; Tisdale'емъ же подробно изучена наслѣдственность иммунитета этихъ сортовъ при гибридизаціи (184).

Хлопчатникъ. Для хлопчатника установлено, что лучшей мѣрой борьбы съ «увяданіемъ», вызываемымъ Fusarium vasinfectum Atk. является введеніе устойчивыхъ сортовъ. Orton'у въ Америкѣ путемъ отбора и скрещиванія удалось вывести рядъ сортовъ весьма стойкихъ къ этому заболѣванію; изъ нихъ Dilon, Dixie и Modella относятся къ группѣ Upland'овъ (Gossipium hirsutum); Rivers и Centerville изъ группѣ Sea Island (Gossipium barbadense). Сортъ Centerville кромѣ того устойчивъ и къ Bacterium malvacearum (138).

---

[1]) Shaw, F. J. A Sclerotial disease of Rice. Memoirs of the Department of Agriculture in India. Vol. VI, 2, Bot. Series. 1913.

Картофель. Врядъ ли можно указать на другое растеніе, которое такъ сильно страдало бы отъ грибовъ и бактерій, какъ картофель. Поэтому и сорта картофеля лучше изучены въ смыслѣ устойчивости къ заболѣваніямъ.

Еще въ 70-хъ годахъ прошлаго столѣтія англійскій парламентъ образовалъ спеціальную комиссію по изслѣдованію вопроса о борьбѣ съ болѣзнями картофеля и въ 1880 году парламенту были представлены соображенія о необходимости ассигновать спеціальныя средства для опытовъ по выведенію устойчивыхъ сортовъ (89, стр. 20—21). Въ 70-хъ годахъ James Clark'омъ полученъ путемъ скрещиванія «Ранней Розы» съ «Англійской Викторіей» извѣстный сортъ Magnum bonum. Значительная устойчивость этого сорта къ Phytophtora infestans не только сдѣлала его наиболѣе ходовымъ рыночнымъ сортомъ, но и стимулировала дальнѣйшія попытки выведенія болѣзнеустойчивыхъ сортовъ картофеля. «Устойчивость къ заболѣваніямъ,—пишетъ L. R. Jones,—съ того времени стала цѣлью всѣхъ британскихъ селекціонеровъ» (88, стр. 69). И въ настоящее время вопросъ о введеніи въ культуру устойчивыхъ сортовъ картофеля можно считать для Англіи въ значительной степени рѣшеннымъ.

Самымъ распространеннымъ грибнымъ паразитомъ картофеля является Phytophtora infestans de Bary. Совершенно иммунныхъ сортовъ картофеля къ этой болѣзни не имѣется, но въ настоящее время, на основаніи изслѣдованій въ Англіи, Америкѣ (88, 89, 17, 181) въ Германіи, Швеціи, Даніи и Франціи (79, 43, 51) выяснился рядъ сортовъ, болѣе или менѣе стойкихъ къ картофельной болѣзни, при чемъ устойчивыми являются, какъ клубни, такъ и листва. Изъ устойчивыхъ сортовъ назовемъ: Royal Kidney, Geheimrat Thiel, Up-to-date, Eldorado, Irene, Синій Великанъ, Императоръ Рихтеръ, Меркеръ, Вольтманъ, Königin Carola, Boncza, Bruce, Gleason, Dakota Red. Какъ видно изъ этого перечня устойчивые сорта имѣются и среди столовыхъ, кормовыхъ и промышленныхъ высоко крахмалистыхъ сортовъ. Въ общемъ наиболѣе устойчивыми являются крахмалистые, а наименѣе стойкими богатые бѣлкомъ сорта. Наиболѣе устойчивымъ сортомъ всѣ изслѣдователи въ Германіи, Англіи, Франціи и Даніи признаютъ вышеупомянутый Magnum bonum. Имѣются указанія на высокую устойчивость урагвайскаго картофеля Solanum Comersonii (108). Весьма воспріимчивыми являются Ранняя Роза, Красавица Геброна, Снѣжный Шаръ и др.

Весьма рѣзкія различія въ поражаемости сортовъ картофеля проявляются въ отношеніи картофельнаго рака Synchytrium endobioticum Pers. Въ Англіи, гдѣ эта болѣзнь за послѣдніе годы приняла эпидемическіе размѣры, съ 1914 года введенъ законъ, по которому запрещается воздѣлываніе воспріимчивыхъ сортовъ картофеля подъ угрозой штрафа до 10 фунтовъ стерлинговъ (100 рублей) при неисполненіи этого требованія. Министерствомъ Земледѣлія за послѣдніе годы изслѣдовано большое число сортовъ картофеля (до 200) и составлены списки устойчивыхъ и воспріимчивыхъ сортовъ, которые разсылаются

всѣмъ сельскимъ хозяевамъ [1]). Устойчивыхъ сортовъ довольно много: такъ въ спискѣ 1917 г. ихъ приведено до 44, хотя въ этотъ списокъ не внесенъ рядъ устойчивыхъ сортовъ, невозд̀лываемыхъ въ Англіи. Изъ скороспѣлыхъ устойчивыхъ сортовъ въ этихъ спискахъ фигурируютъ напр., Resistant Snowdrop, Edzell Blue, Conquest, King George, The Ally; изъ позднеспѣлыхъ: Abundance, Jeanie Deans, Culdees Castle, Lochar (Farish), Leinster, Wonder, (Sands), Templar (Wilson), Kerr's Pink, Rector (Wilson); послѣдніе шесть въ значительной мѣрѣ стойки и къ Phytophtora infestans (200, стр. 801—818); воспріимчивы: Up-to-Date, Early Puritan, Evergood, Prolific и др. (17).

До сихъ поръ еще не выяснено, какіе сорта картофеля устойчивы къ «увяданію», вызываемому Fusarium oxysporium Sm. et Sw.; по наблюденіямъ Orton'a различія въ устойчивости проявляются и къ этому грибу и въ настоящее время въ С. Америкѣ Bureau of Plant Industry ведетъ изслѣдованія въ этомъ направленіи (139, стр. 15).

Природа «болѣзненной курчавости» картофеля не достаточно выяснена и спорнымъ является даже участіе паразитическихъ грибовъ въ этой болѣзни (139). Ясно только, что сорта картофеля рѣзко различаются по поражаемости этой болѣзнью и что наиболѣе дѣйствительнымъ способомъ борьбы съ курчавостью является отборъ стойкихъ растеній (von Lochow, Orton 139, 140).

Значительныя различія наблюдаются у сортовъ картофеля въ степени развитія «листовой пятнистости»—Alternaria solani Sor. (Jones L. R., 89, стр. 39—40), хотя совершенно устойчивыхъ сортовъ къ этому грибу нѣтъ. Воспріимчивы напр., Императоръ Рихтера, Имперскій Канцлеръ (Ferraris, 51, стр. 893).

Клубни картофеля въ Россіи часто поражаются такъ называемой «паршей». Главной причиной этой болѣзни является грибъ Spongospora solani Brun. (Oospora scabies Thaxter). По нашимъ наблюденіямъ на Московской Селекціонной станціи сорта картофеля въ разной степени воспріимчивы къ этому заболѣванію. Сравнительно мало поражаются напр., Канцлеръ, Патрикъ, Geheimrat Thiel, Королева Карола, Грація, Царскій; сильно воспріимчивы: Бѣлый мучнистый шаръ, Несторъ, Royal Kidney, Major New Dewett, Eldorado. Въ Германіи Eckenbrecher считаетъ устойчивыми: Daber, Irene, Императоръ Рихтера, Вольтманъ; среднеустойчивыми: Boncza и Pomerania. По наблюденіямъ въ С. Америкѣ устойчивы также Carmen No 3, American Giant, Sir Walter Raleigh, Irish Cobbler, Scabproof и Aurora (89, 126). Ранняя Роза проявила себя воспріимчивой какъ въ Германіи, такъ и въ Америкѣ и Россіи (88, стр. 16).

Извѣстны сорта картофеля, устойчивые и къ бактеріальнымъ заболѣваніямъ. Такъ, напр., наблюдаются весьма рѣзкія различія въ стойкости къ довольно распространенному бактеріозису клубней, вызываемому Bacillus solaniperda Kramer и Bacillus amilobacter Van Tieghem. Наибо-

[1]) Въ спискахъ каждый сортъ описанъ подробно морфологически, что чрезвычайно важно въ виду необычайной путаницы въ сортовой номенклатурѣ картофеля.

лѣе воспріимчивы въ общемъ скороспѣлые столовые сорта, къ наиболѣе устойчивымъ относятся поздніе кормовые и промышленные сорта съ утолщенной кожурой (43, стр. 7—8; 51, стр. 113).

Сортовыя различія сказываются и по отношенію къ такъ наз. черной ножкѣ» (Schwarzbeinigkeit) — болѣзни стеблей, вызываемой Bacillus phytophtorus Appel и другими видами бактерій. Appel считаетъ, что, какъ и въ предыдущемъ случаѣ, наиболѣе устойчивы къ этому заболѣванію позднеспѣлые толстокожіе сорта, богатые крахмаломъ; воспріимчивы наоборотъ, тонкокожіе, бѣдные крахмаломъ, скороспѣлые сорта: наиболѣе стойкимъ оказался сортъ Daber, наиболѣе воспріимчивымъ— Ранняя Роза. Совершенно устойчивыхъ къ этому заболѣванію сортовъ не найдено. Jones отмѣчаетъ сравнительную устойчивость сортовъ Up-to-Date и Factor. Delacroix для Франціи считаетъ наиболѣе стойкимъ La Czarine; устойчивъ также и Синій Великанъ. Laurent нашелъ устойчивыми: Chardon, Pousse-debout и Chave (89).

Къ гніенію клубней, вызываемому Bact. xanthochlorum и нѣкоторыми другими бактеріями, по изслѣдованіямъ Schuster'a (170) наиболѣе стойкими являются тѣ сорта, у которыхъ быстро образуется пробковый слой на мѣстѣ пораненія (черезъ 6—24 час.), напр., у сортовъ Daber, Record, Ordon и др.; воспріимчивы тѣ сорта, у которыхъ пробковый слой закладывается медленно, напр. черезъ 2—3 дня послѣ пораненія (Вольтманъ, Императоръ Рихтера, Ева и др.).

Свекла. І. Н. Тржебинскій указываетъ, что у сортовъ сахарной свеклы разница въ степени заболѣваемости корнеѣдомъ достигаетъ до 50%. По его опытамъ въ Смѣлѣ отъ корнеѣда сильнѣе страдаютъ свекловичные всходы германскихъ и польскихъ сортовъ, чѣмъ южнорусскіе сорта сахарной свеклы, изъ Кіевской и Подольской губ. (185, 186, 187).

Къ Sphaerella tabifica Prillieux et Delacr. устойчивы по даннымъ французскихъ изслѣдователей сорта свеклы: Géante de Vauriae, Ovoide des Barres и нѣкоторые другіе (51, стр. 401).

Капуста. Относительно устойчивости сортовъ капусты къ килѣ— Plasmodiophora brassiceae Woron. въ литературѣ имѣются сбивчивыя показанія. Одни авторы считаютъ, напр., Сабуровку сравнительно устойчивой (129, стр. 33—37), другіе сильно поражаемой. Данныя Cunningham'a (37), Н. А. Наумова, М. Е. Сахарова и другихъ изслѣдователей скорѣе свидѣтельствуютъ о безнадежности поисковъ за устойчивыми сортами капусты къ этому заболѣванію. Опыты съ зараженіемъ выяснили, что капустной килой поражаются не только виды Brassica, но также большое число другихъ родовъ сем. Cruciferae, напр., Arabis, Draba, Erysimum, Lepidium, Nelsea, Camelina, Barbarea, Capselle и др. Поражаются какъ Brassica oleracea var. capitata DC., такъ и var. botrytis DC., var. caulerpa DC., var. acephala DC., var. gemmifera DC., Brassica campestris, B. rapa (турнепсы). По наблюденіямъ во Франціи Marshan'a съ капусты кила можетъ переходить даже на дыни, сельдерей и другія ра-

стенія, помимо крестоцвѣтныхъ; эти наблюденія, однако требуютъ еще провѣрки и противорѣчатъ даннымъ другихъ изслѣдователей. Наименѣе заразившійся сортъ въ опытахъ Cunningham'a, испытавшаго большое число сортовъ капусты, былъ Hollander, но и онъ имѣлъ килу на 397 растеніяхъ изъ общаго числа 541 (т.-е. заразилось 73%). Максимальное зараженіе въ его опытѣ для другихъ сортовъ было 100%; при чемъ большая часть заразившихся растеній Hollander'a имѣла сильно развитые желваки на корняхъ (52,6%).

Вообще, если различія между отдѣльными сортами капусты и наблюдаются, то повидимому, они сводятся не къ различію въ поражаемости, а главнымъ образомъ къ различіямъ въ характерѣ реагированія корней на килу, къ большей или меньшей гипертрофіи и уродованію ихъ, что, практически, можетъ быть и не лишено интереса.

Къ «черной ножкѣ»—Phoma oleracea Sacc., по наблюденіямъ Eriksson'a (43) сравнительно стойки Датская кочанная, Wirsing и цвѣтная капуста; въ особенности воспріимчива красная капуста.

Delacroix и Maublang нашли, что брюссельская капуста устойчива къ бактеріозу, вызываемому Bacillus brassicaevorus Delacr. и наоборотъ цвѣтная капуста въ особенности, сильно поражается имъ (39, стр. 33—34). S. Edwards нашелъ, что сортъ Houser устойчивъ къ Pseudomonas campestris Pammel (174, стр. 312). L. Jones и J. Gilman сообщаютъ, что имъ удалось найти форму капусты, весьма устойчивую къ Fusarium conglutinens, вызывающемъ желтизну капусты (90).

Табакъ. По наблюденіямъ Сербинова (80, стр. 6) махорка почти совсѣмъ не повреждается Phytium perniciosum Serbinow, въ то время какъ болѣе нѣжные сорта, напр., дюбеки, сильно страдаютъ отъ него.

Наиболѣе практичнымъ способомъ борьбы съ грибомъ Thielavia basicola Zopf., вызывающимъ загниваніе корней и корневой шейки, является селекція на устойчивость. Въ Италіи Aielli-Donnarumma удалось получить устойчивыя формы отъ скрещиванія сортовъ Italia и Kentucky (80, стр. 15). Обширныя изслѣдованія по устойчивости табака къ Thielavia сдѣланы въ послѣднее время Johnson'омъ. Имъ установлена устойчивость большого числа сортовъ (напр., Little Dutch, Connecticut Broadleaf, нѣкоторые гаванскіе сорта) и начата селекція табака въ этомъ направленіи (87).

Клеверъ. Sclerotinia trifoliorum Erikss. (ракъ) является однимъ изъ серьезнѣйшихъ грибныхъ вредителей клевера. Но, повидимому, разсчеты на выведеніе стойкихъ къ этому заболѣванію сортовъ безнадежны. Заражаются въ сильной степени клевернымъ ракомъ не только различные сорта краснаго клевера (Trifolium pratense), но и T. hybridum, T. repens, T. incarnatum и нѣкоторые виды Medicago, Onobrychis и другихъ бобовыхъ растеній (43, 5, 81, 40). Нѣкоторые авторы указываютъ на сравнительную стойкость шведскаго и бѣлаго клеверовъ (T. hybridum и T. repens), но единогласія въ этомъ вопросѣ нѣтъ. Eriksson указываетъ только, что въ отличіе отъ краснаго клевера, у котораго склероціи этого

гриба достигаютъ величины гороха и больше, у шведскаго клевера они значительно мельче (43, стр. 165—166).

Клеверная ржавчина Uromyces trifolii Lev. заражаетъ также не только разные сорта краснаго клевера, но и T. hybridum, T. repens и T. incarnatum (40, стр. 395). Послѣдній видъ по изслѣдованіямъ М. С. Уткина всеже въ сильной степени устойчивъ къ этому грибу, обнаруживая явные слѣды иммунитета при зараженіи.

Къ Gleosporium caulivorum Kirchn. (антракнозу) въ Америкѣ считается вполнѣ устойчивымъ шведскій клеверъ (T. hybridum); (81, стр. 31); наиболѣе сильно страдаютъ антракнозомъ американскіе сорта краснаго клевера (43, стр. 179).

S. M. Bain и S. H. Essary сообщаютъ о выведеніи ими сорта клевера, устойчиваго къ актракнозу, вызываемому грибомъ Colletotrichium (5).

Отборъ сѣмянъ съ растеній, непораженныхъ другимъ видомъ антракноза—Colletotrichum antirrhini Stewart, сдѣланный въ С. Америкѣ, далъ въ потомствѣ также сравнительно мало пораженныя растенія (40, стр. 329). Не выяснено однако, не обусловливается ли это отчасти отборомъ свободныхъ отъ инфекціи сѣмянъ.

Повидимому, отдѣльныя формы краснаго клевера различаются по воспріимчивости къ мучнистой росѣ—Erysiphe polygoni DC., грибу весьма узко спеціализованному по видамъ растеній; біологическій видъ этого гриба, паразитирующій на красномъ клеверѣ, не переходитъ даже на близкіе виды какъ T. hybridum, T. repens и T. medium (159).

Подсолнечникъ. Изъ грибныхъ паразитовъ подсолнечникъ въ Россіи больше всего страдаетъ отъ ржавчины Puccinia helianthi Schw. Грибъ этотъ узко спеціализованъ и не переходитъ съ Helianthus annus даже на сравнительно близкій видъ Helianthus tuberosus, какъ это выяснено опытами зараженія (51, стр. 420). Нѣкоторыя формы подсолнечника устойчивы къ ржавчинѣ; такъ, напр., по наблюденіямъ Ф. А. Сацыперова (165), такой формой является декоративный серебристолистый подсолнечникъ H. annus var. agrophyllus Alef.; въ литературѣ имѣются указанія объ устойчивости сорта «зеленки» (панцырнаго подсолнечника) (А. А. Ячевскій, 41, стр. 186), но о томъ же сортѣ имѣются и обратныя показанія (Сацыперовъ, 165). Какъ преимущественно перекрестноопыляющееся растеніе подсолнечникъ не имѣетъ вполнѣ опредѣленныхъ однородныхъ сортовъ и, поэтому различія въ наблюденіяхъ разныхъ изслѣдователей могутъ обусловливаться и различіями сортового матеріала, надъ которымъ велись наблюденія.

Въ особенности рѣзко проявляются различія формъ подсолнечника по отношенію къ Orobanche cumana—заразихѣ, одному изъ наиболѣе серьезныхъ вредителей этой культуры. Существованіе сортовъ, устойчивыхъ къ заразихѣ было отмѣчено еще въ половинѣ прошлаго вѣка сельскими хозяевами Воронежской и Саратовской губерній, но обстоятельно и опредѣленно этотъ фактъ былъ установленъ изслѣдованіями Саратовской Областной опытной станціи (Стебутъ, Плачекъ 179, 179а). Саратов-

ской станціей выведены путемъ многократнаго отбора сорта съ высокой унаслѣдуемостью иммунитета. Заслуживаетъ вниманія то обстоятельство, что большинство иммунныхъ формъ подсолнечника относится къ панцырнымъ формамъ, характеризующимся развитіемъ въ сѣмянкахъ темнаго панцырнаго слоя клѣтокъ, обусловливающаго неповреждаемость такихъ сѣмянокъ подсолнечной метлицей—Homeosoma nebulella.

Ф. А. Сацыперовымъ сдѣлана интересная попытка получить сортъ подсолнечника, одновременно стойкаго къ тремъ совершенно разнымъ вредителямъ—заразихѣ, ржавчинѣ и подсолнечной метлицѣ, путемъ скрещиванія устойчиваго къ ржавчинѣ серебристолистаго подсолнечника съ другими сортами, устойчивыми къ заразихѣ и метлицѣ. Изслѣдованія еще не закончены, но наблюденія надъ 2-мъ поколѣніемъ гибридовъ показали, что такая комбинація свойствъ вполнѣ возможна (165).

Спаржа. Рядъ сортовъ спаржи въ большей или меньшей степени устойчивъ къ ржавчинѣ—Puccinia asparagi DC., напр., Palmetto, Argenteuil, Asparagus virgatus и др. Въ отношеніи сортовъ спаржи къ этому грибу мы встрѣчаемся съ однимъ любопытнымъ явленіемъ. Puccinia asparagi представляетъ однодомный видъ ржавчины: и эцидіальная и уредо и телейтостадіи развиваются на одномъ и томъ же растеніи. Эпидемически ржавчина развивается обыкновенно въ стадіи уредо. Въ отношеніи этой стадіи и наблюдается проявленіе иммунитета со стороны нѣкоторыхъ сортовъ; въ отношеніи же къ эцидіальной стадіи сортовыя различія не могутъ быть обнаружены, и какъ иммунныя, такъ и воспріимчивыя формы въ одинаковой степени развиваютъ эцидіи (135, стр. 24); другими словами, иммунитетъ проявляется въ этомъ случаѣ только къ опредѣленной стадіи гриба.

Бобы. Barrus'y (6, 7) удалось послѣ долгихъ поисковъ найти сортъ бобовъ (Phaseolus) Wells Red Kidney, устойчивый къ антракнозу—Colletotrichum lindemuthianum Bri. et Cav.

Lakon выяснилъ рѣзкое различіе сортовъ бобовъ въ степени воспріимчивости къ ржавчинѣ—Uromyces appendiculatus Lev. Сорта, относящіеся къ Phaseolus multiflorus Willd. совершенно почти не заражаются ржавчиной; наиболѣе воспріимчивыми являются вьющіеся сорта, принадлежащіе виду Phaseolus vulgaris L.; изъ карликовыхъ бобовъ (Phaseolus vulgaris nanus нѣкоторые сорта весьма устойчивы (109).

Halsted, Swingle и Delacroix установили рѣзкія различія сортовъ бобовъ по воспріимчивости къ Bacterium phaseoli (174, стр. 95).

Крыжовникъ. Огромное большинство воздѣлываемыхъ сортовъ крыжовника воспріимчиво къ американской мучнистой росѣ—Sphaerotheca mors uvae Berk. et Curt. По наблюденіямъ Chittendam'a въ Садоводственномъ Институтѣ въ Wisley въ Англіи, всѣ крупноплодные англійскіе сорта (до 150) оказались воспріимчивы. Eriksson, изслѣдовавшій 60 различныхъ сортовъ, нашелъ, что всѣ они при развитіи эпидеміи мучнистой росы сильно поражались этимъ грибомъ (45). Въ слабой степени мучнистой росой крыжовника поражаются также красная, черная и золотистая

смородины (Ribes rubrum, R. nigrum, R. aureum) (45,82). Но тѣмъ не менѣе нѣсколько сортовъ крыжовника сравнительно стойки къ этой болѣзни: такъ въ Германіи Maurer [1]) отмѣчаетъ въ особенности, сорта: Smith съ эллиптической зеленой опушенной ягодой, Нѣмецкій желтый съ круглой опушенной желтой ягодой, Houghton съ мелкой голой красной ягодой и нѣкоторые другіе сорта. Подробныя свѣдѣнія объ устойчивости сортовъ крыжовника приводитъ А. А. Ячевскій въ 5-мъ томѣ Ежегодника свѣдѣній о болѣзняхъ растеній (82). Всѣ изслѣдователи въ Америкѣ, Германіи, Англіи, Швеціи и Россіи единогласно отмѣчаютъ сильную устойчивость американскаго горнаго мелкоягоднаго крыжовника (по Beach этотъ сортъ представляетъ промежуточную форму между Ribes Cynosbati и R. Grossularia [1]); устойчивость этого сорта наблюдалась нами и въ Петровскомъ-Разумовскомъ.

Виноградъ. Во Франціи и въ особенности въ Италіи, сдѣлано много наблюденій надъ устойчивостью сортовъ винограда къ филоксерѣ и къ различнымъ грибнымъ заболѣваніямъ. Установлено значительное число сортовъ невосприимчивыхъ къ мильдью—Plasmopara viticola Berlese et de Toni.—Наиболѣе устойчивыми оказались: американскіе виды Vitis riparia, V. rupestris, V. Berlandieri, V. cordifolia, V. rotundifolia, V. cinerea, V. aestivalis, изъ европейскихъ V. europea var. Mangiaguera, Trebbiano verde, Greco (Ferraris, 51, стр. 190—192; Delli Atti), 3); Salmon для Франціи даетъ перечень 30 стойкихъ сортовъ. (79, стр. 55).

Рядъ американскихъ и европейскихъ сортовъ устойчивъ также къ черной гнили—black rot—Guignardia bidwellii Viala et Ravaz., напр. изъ американскихъ культурныхъ: Cynthiana, Herbemont, Elvira, Concord и др., изъ дикихъ: Vitis rupestris, V. Berlandieri, V. monticola и др., изъ европейскихъ: Chasselas, Clairette (Viala, цитируется по Ferraris, 51, стр. 362).

Къ бѣлой гнили—Coniothyrium diplodiella Sacc. болѣе стойки черные сорта винограда; изъ бѣлыхъ менѣе поражаются по даннымъ Ferraris (51, стр. 419) сорта: Dolcetto, Barbera, Pinot и нѣкоторые другіе.

Къ мучнистой росѣ-пепелицѣ или оидіумъ-Uncinula necator Burr. (Oidium Tuckeri) также болѣе устойчивы изъ европейскихъ лозъ черные сорта. Весьма устойчивы американскія лозы (3); изъ европейскихъ, по даннымъ Ferraris (51, стр. 490—491): Greco nero, Vernaccia nera, Dolcetto, Balsamina nera, Aramon, Alicante, Pinot, Petit Bouschet и др.

Къ антракнозу, вызываемому грибомъ Manginia ampelina Viala et Pacottet (Gleosporium ampelophagum Sacc. по наблюденіямъ Viola (51, стр. 774 и 86, стр. 24—25) устойчивы изъ французскихъ сортовъ: Pinot, Petit Bouschet, Chasselas, Syrah, Teinturier, Sauvignon, изъ итальянскихъ: Trebbiano verde, Cataratto, Sangiovese, Nebbiolo, Freisa, Grignolino, Bonarda, Erbaluce и др.; вообще наиболѣе поражаются сорта, принадлежащіе къ европейскому виду виноградной лозы Vitis vinifera, притомъ преимущественно сорта съ бѣлыми ягодами.

---

[1]) Maurer. Stachelbeerbuch. Stuttgart, 1913.

Пятнистость—Septoria ampelina Berk. et Curt, наоборотъ поражаетъ преимущественно американскіе виды: Vitis riparia, V. rupestris, V. rotundifolia, нѣсколько менѣе V. Labrusca и V. candicans, рѣдко сорта европейской лозы V. vinifera.

Устойчивость къ паразитическимъ грибамъ у сортовъ винограда часто соединена съ устойчивостью къ филоксерѣ. Такъ наиболѣе стойкіе къ большинству грибныхъ паразитовъ американскія виноградныя лозы одновременно устойчивы и къ филоксерѣ.

Яблоня и груша. Въ фитопатологической и садоводственной литературѣ имѣется много указаній на различіе отдѣльныхъ сортовъ яблонь и грушъ въ степени устойчивости къ цѣлому ряду заболѣваній: 1) къ паршѣ, вызываемой у яблонь грибомъ Venturia inaequalis Aderh., у грушъ Venturia pirina Aderh. (201, 180, 79 и др.), 2) къ пятнистости—Phyllosticta solitaria Ell. et Ev. (180), 3) къ ржавчинѣ—Gymnosporangium macropus Link у яблонь (180) и G. globosum Farl у грушъ (180), 4) къ плодовой гнили—Sclerotinia fructigena Schroet. (79 стр. 24), 5) къ бактеріозису, вызываемому Bacillus amylovorus De Toni (180 стр. 80—81 и 104), къ различнымъ формамъ рака, вызываемымъ грибами; 6) Sphaeropsis malorum Peck (180), 7) Macrophoma curvispora Peck (18), 8) Nectria ditissima Tul. (51 стр. 327); 9) къ грушевому антракнозу—Gleosporium pirinum Pegl. (51, стр. 864), 10) къ Cephalothecium roseum Cda. (180), 11) къ Alternaria (180), 12) къ черной пятнистости—Stigmatea mespili Sor. (79).

Роза. Едва ли найдется другое растеніе, которое было бы представлено такимъ огромнымъ числомъ сортовъ, какъ роза. Каталогъ извѣстной фирмы Lambert'a, насчитываетъ къ 1911 году до 5675 сортовъ розъ, но можно думать, что Ламбертовскій списокъ не исчерпывающій. Въ книгѣ о розахъ Sanders'a «Roses and their Cultivation» (10-е изданіе 1915 г.) рекомендуется не менѣе 1100 лучшихъ сортовъ только для культуры въ Англіи. Притомъ всѣ эти многочисленные сорта, благодаря вегетативному способу размноженія, довольно константны и опредѣленны. Какъ и слѣдовало ожидать a priori въ этой полиморфной группѣ мы встрѣчаемся съ весьма рѣзко выраженными явленіями иммунитета. Можно назвать сотни сортовъ устойчивыхъ къ мучнистой росѣ—Sphaerotheca pannosa Lev. и ржавчинѣ—Phragmidium subcorticium Winter; при этомъ невоспріимчивость многихъ сортовъ проявляется весьма рѣзко: въ то время, какъ рядомъ растущіе воспріимчивые сорта, напр. многія ремонтантныя розы, сплошь покрыты бѣлымъ налетомъ мучнистой росы или пустулами ржавчины (на нижней сторонѣ листьевъ), сорта, принадлежащіе напр., къ секціи Rosa rugosa или R. polyantha остаются совершенно свободными отъ грибныхъ пустулъ. Наблюденія Biffen'a въ Англіи (12), Laubert'a и другихъ изслѣдователей въ Германіи (111), наши наблюденія надъ большимъ числомъ сортовъ розъ подъ Москвой и многочисленныя наблюденія садоводовъ-практиковъ въ разныхъ странахъ обнаруживаютъ, что цѣлыя генетическія группы сортовъ розъ, за нѣкоторыми исключе-

ніями, обусловленными въ особенности сложной и многократной гибридизаціей, характеризуются или воспріимчивостью или наоборотъ иммунитетомъ къ тѣмъ или другимъ грибнымъ заболѣваніямъ. Такъ, устойчивы одновременно къ мучнистой росѣ—Sphaerotheca pannosa и ржавчинѣ—Phragmidium subcorticium почти всѣ сорта, принадлежащіе къ видамъ Rosa rugosa, R. polyantha, чайныя (негибридныя) розы—R. thea indica, R. lutea, R. lucida, секція Luteae (по классификаціи F. Crépin); наоборотъ большинство ремонтантныхъ сортовъ (секція Banksiae) воспріимчиво къ ржавчинѣ и мучнистой росѣ. Многія центифольныя и моховыя розы (секція Gallicae) сильно поражаются мучнистой росой и въ то же время устойчивы къ ржавчинѣ (Blanche Moreau, Rosa centifolia alba и др.). Чайныя гибридныя розы, какъ и можно было ожидать, принимая во вниманіе ихъ гибридное происхожденіе отъ скрещиванія чайныхъ розъ съ ремонтантными, представляютъ пестрый составъ по отношенію къ этимъ болѣзнямъ: среди нихъ имѣются, какъ сорта воспріимчивые къ ржавчинѣ, такъ и устойчивые, такъ напр., сорта Liberty, Richmond, Instituteur Sirdey, General Mac Arthur, Camoens сильно поражаются ржавчиной, тогда какъ Kaiserin Auguste Victoria, M—me Caroline Testout, Dean Hole, Laurent Carl и др. устойчивы къ этому грибу. Мучнистой росой чайные гибриды поражаются въ общемъ не сильно, но степень устойчивости не одинакова у разныхъ сортовъ: Kaiserin Auguste Victoria и M—me Caroline Testout страдаютъ, напр., болѣе чѣмъ Liberty и Richmond.

Къ Actinonema rosae Fr. особенно воспріимчивы мягколистные сорта ремонтантныхъ розъ (111) и капуцинскія розы (секція Luteae), напр., Soleil d'Or.

При этомъ у розъ въ отношеніи къ ржавчинѣ Phragmidium subcorticium наблюдается повидимому, то же явленіе, что и у сортовъ спаржи въ отношеніи къ Puccinia asparagi D. C.: сортовыя различія въ воспріимчивости проявляются главнымъ образомъ въ стадіи уредо; эцидіальная же стадія ржавчины развивается одинаково и на воспріимчивыхъ и на устойчивыхъ сортахъ розъ.

Хмель. Хмелевыя плантаціи нерѣдко весьма сильно страдаютъ отъ мучнистой росы—(Sphaerotheca humuli Burr); тѣмъ не менѣе, какъ показали наблюденія хмелеводовъ и недавнія изслѣдованія Salmon'a въ Англіи (163), существуютъ формы хмеля, иммунныя къ этому заболѣванію. Такія формы Salmon нашелъ среди сѣянцевъ дикаго итальянскаго хмеля; устойчивымъ проявилъ себя въ его опытахъ также сортъ съ желтыми листьями подъ названіемъ «Golden hop».

Явленіе иммунитета къ грибнымъ и бактеріальнымъ заболѣваніямъ установлено и подробно изучено также у померанцевыхъ (51), тыквенныхъ — къ Fusarium niveum Er. Sm. (Orton, 138), у сливъ и вишенъ по отношенію къ Bacterium tumefaciens (173), у коровьяго гороха (Vigna sinensis) къ Fusarium tracheiphilum Erw. Sm. (Orton, 138), у кофейнаго

дерева къ ржавчинѣ Hemileia vastatrix (Clayton Smith), у каштана, дуба и у нѣкоторыхъ другихъ американскихъ тропическихъ культурныхъ растеній.

Приведенные выше факты показываютъ, что явленіе иммунитета широко распространено среди самыхъ разнообразныхъ семействъ однодольныхъ и двудольныхъ растеній и проявляется по отношенію къ весьма различнымъ паразитическимъ грибамъ, отъ высшихъ базидіомицетныхъ до бактерій включительно. Аналогичное явленіе иммунитета констатировано и по отношенію къ высшимъ незеленымъ паразитамъ, напр. у подсолнечника къ заразихѣ—Orobanche cumana (179), у различныхъ растеній къ кускутѣ (66).

Безъ сомнѣнія явленія иммунитета будутъ обнаружены при ближайшемъ изученіи и у многихъ невоздѣлываемыхъ растеній; отдѣльныя указанія на это встрѣчаются и сейчасъ въ фитопатологической литературѣ. Иммунитетъ къ тѣмъ или другимъ паразитическимъ заболѣваніямъ представляетъ общее явленіе, свойственное всѣмъ группамъ растеній и проявляется въ большей или меньшей степени въ зависимости отъ состава паразитической флоры данной группы растеній и того, насколько полиморфна данная группа растеній.

При этомъ выясняется и другое существенное обстоятельство. По отношенію къ однимъ паразитическимъ грибамъ мы наблюдаемъ изобиліе устойчивыхъ сортовъ; мы видѣли, что напр., у розъ цѣлыя группы сортовъ характеризуются иммунитетомъ къ мучнистой росѣ и ржавчинѣ; цѣлые полиморфные виды пшеницы Triticum durum, T. turgidum T. polonicum, T. monococcum проявляютъ иммунитетъ къ бурой ржавчинѣ; еще разительнѣе примѣръ отношенія пшеницы къ желтой ржавчинѣ (Puccinia glumarum), такъ какъ не менѣе половины всѣхъ существующихъ сортовъ въ большей или меньшей степени устойчивы къ этому распространенному паразиту пшеницы. Въ то же время по отношенію къ другимъ грибамъ, напр., головневымъ, устойчивыхъ сортовъ очень мало и нѣкоторыя растенія, какъ просо, совершенно не проявляютъ иммунитета къ головнѣ. Даже по отношенію къ морфологически весьма сходнымъ грибамъ приходится констатировать совершенно различное отношеніе растеній-хозяевъ. Въ то время какъ иммунитетъ напр., къ корончатой ржавчинѣ (Puccinia coronifera) нерѣдко встрѣчается среди сортовъ овса, изъ 400 изслѣдованныхъ нами сортовъ этого растенія только два оказались въ слабой степени иммунными къ черной ржавчинѣ (Puccinia graminis).

Выясненіе причинъ различія въ реакціяхъ однихъ и тѣхъ же растеній къ разнымъ паразитическимъ грибамъ составитъ содержаніе послѣдующихъ главъ. Практически это обстоятельство является однимъ изъ наиболѣе важныхъ для фитопатолога, съ которымъ приходится считаться прежде всего при селекціи растеній на устойчивость къ заболѣваніямъ.

ГЛАВА II.

Природа явленій иммунитета растеній.

«In the time which has passed, much attention has been given to the parasite and comparatively little to the host plant. The plant has seemed to many in the nature of a passive agent.

This is far from being the true state of the case.

To my mind, the problem of problems in pathology, both animal and vegetable, during the next fifty years will be the varying nature of the host plant or host animal as related to the parasite. This is the burning question. Why is it that some individuals are so very susceptible to disease and others so resistant? Why is it that the same organism is more susceptible at one age, or at one time or season, than at another?»

Erwin Smith. Plant pathology: retrospect and prospect. Science, 1902, стр. 611.

Свести всѣ явленія невоспріимчивости растеній къ грибнымъ и бактеріальнымъ заболѣваніямъ къ единой физіологической или біологической причинѣ, какъ это удалось Мечникову въ отношеніи животнаго иммунитета въ его фагоцитарной теоріи,—намъ представляется невозможнымъ. Слишкомъ многообразны взаимоотношенія паразитовъ и растеній-хозяевъ, сами по себѣ, и слишкомъ разнородные физическіе и химическіе факторы опредѣляютъ бо́льшую или меньшую воспріимчивость къ различнымъ заболѣваніямъ.

Существуетъ нѣсколько теорій растительнаго иммунитета; разсмотрѣніе и критика этихъ теорій входитъ въ заданіе настоящей главы на ряду съ выясненіемъ природы иммунитета вообще. Всѣ эти теоріи, какъ увидимъ, основаны на фактахъ и даже опытахъ; многіе изъ нихъ, провѣрены рядомъ изслѣдователей на различныхъ растеніяхъ по отношенію къ разнымъ грибнымъ и бактеріальнымъ заболѣваніямъ; и единственный упрекъ, который можно сдѣлать авторамъ этихъ теорій, заклю-

чается въ томъ, что почти всѣ они придавали своимъ обобщеніямъ черезчуръ широкое исчерпывающее значеніе, тогда какъ на самомъ дѣлѣ ихъ теоріи приложимы лишь къ опредѣленному ограниченному кругу явленій иммунитета, не охватывая его въ цѣломъ.

Какъ ни разнообразны по своей природѣ явленія естественнаго иммунитета растеній, ихъ можно раздѣлить довольно удобно на двѣ категоріи[1]).

Къ первой изъ нихъ относятся всѣ случаи проявленія устойчивости растеніями, благодаря м е х а н и ч е с к и м ъ особенностямъ въ строеніи и ростѣ растительныхъ органовъ, препятствующимъ проникновенію паразитовъ въ ткани растенія. Этотъ видъ устойчивости мы предлагаемъ назвать м е х а н и ч е с к и м ъ или п а с с и в н ы м ъ и м м у н и т е т о м ъ.

Во вторую группу относятся явленія устойчивости, обусловленныя активной сопротивляемостью клѣтокъ растенія-хозяина, сопровождаемыя обычно сложной ф и з і о л о г и ч е с к о й реакціей на внѣдреніе паразита, а к т и в н о с т ь ю въ смыслѣ наличности самой реакціи. Внѣшне эта реакція часто проявляется въ видѣ отмиранія клѣтокъ, составляющихъ участки зараженія, и отмиранія самаго паразита, образованіемъ, подъ вліяніемъ проникшаго въ растеніе паразита, новыхъ тканей, изолирующихъ дѣйствіе гриба или бактерій. Этотъ видъ устойчивости мы предлагаемъ назвать ф и з і о л о г и ч е с к и м ъ или а к т и в н ы м ъ и м м у н и т е т о м ъ[2]).

Проявленіе того и другого вида иммунитета очень разнообразно, въ отдѣльныхъ случаяхъ можетъ встрѣтиться затрудненіе, къ какой категоріи слѣдуетъ отнести явленіе устойчивости. При болѣе тщательномъ изученіи явленій, провести разграниченіе обычно не трудно: въ большинствѣ случаевъ грани между обоими видами иммунитета выражены весьма ясно.

М е х а н и ч е с к і й и л и п а с с и в н ы й и м м у н и т е т ъ.

Къ этой категоріи относится обширная группа явленій устойчивости, причины которой сводятся къ своеобразнымъ особенностямъ въ строеніи и ростѣ растительныхъ органовъ, препятствующихъ росту и проникновенію въ ткани грибовъ и бактерій.

---

[1]) Въ агрономической литературѣ нерѣдко къ устойчивымъ, «иммуннымъ» сортамъ относятъ сорта, непоражаемые или мало поражаемые въ силу ихъ скороспѣлости и созрѣванія до наибольшаго развитія грибной эпидеміи. Явленіе ухода скороспѣлыхъ сортовъ отъ грибовъ, конечно, не имѣетъ ничего общаго съ иммунитетомъ. Въ случаѣ необычайнаго распредѣленія осадковъ и тепла въ теченіе вегетаціоннаго періода такіе сорта могутъ поражаться очень сильно, такъ же какъ и при искусственномъ зараженіи. Говоря объ иммунитетѣ и устойчивыхъ сортахъ, мы разумѣемъ проявленіе устойчивости при наличіи паразитовъ и при оптимальныхъ условіяхъ среды для зараженія растеній грибами.

[2]) Наше дѣленіе иммунитета растеній на активный и пассивный не совсѣмъ соотвѣтствуетъ аналогичному дѣленію принятому въ животномъ иммунитетѣ. См. напр., Розенталь Л. С. Иммунитетъ и его значеніе для діагностики и терапіи. 1910, гл. III.

Морфологическія и анатомическія особенности покровныхъ тканей, какъ факторъ устойчивости.

1. Прежде всего сюда принадлежатъ явленія устойчивости, обусловленныя наслѣдственными анатомическими и морфологическими особенностями покровныхъ тканей у разныхъ сортовъ: сильнаго развитія коры, кутикулярныхъ слоевъ, воскового налета, сильнаго опушенія, мелкости устьицъ и малаго числа ихъ. Такого рода явленія констатированы среди различныхъ растеній по отношенію къ разнообразнымъ заболѣваніямъ.

Многіе изслѣдователи отмѣчаютъ, что сорта яблокъ съ толстой кутикулой и восковымъ налетомъ (напр., титовка, струмиловка) мало страдаютъ отъ Fusicladium (185). Sorauer установилъ зависимость разной степени поражаемости сортовъ гвоздики грибами отъ толщины кутикулы у всходовъ (1). Appel нашелъ, что восковой налетъ является существеннымъ факторомъ устойчивости нѣкоторыхъ сортовъ малины къ грибу Coniothyrium. Сорта съ толстымъ голубымъ восковымъ налетомъ, по наблюденіямъ Appel'я, совершенно не поражались этимъ грибомъ, тогда какъ сорта безъ воскового налета уничтожались при тѣхъ же условіяхъ. При этомъ восковой слой дѣйствуетъ двояко: отчасти онъ затрудняетъ проникновеніе гифъ въ ткани растенія, отчасти дѣйствуетъ косвенно, способствуя быстрому высыханію листвы и стеблей и тѣмъ самымъ гибели споръ гриба (1). Устойчивый къ бурой и желтой ржавчинамъ сортъ Blue Stem выдѣляется среди мягкихъ пшеницъ сильнымъ восковымъ налетомъ на листьяхъ и стебляхъ. D'Ippolito и Traverso нашли, что Sclerospora macrospora, поражающая кукурузу, развивается обыкновенно на листовыхъ пластинкахъ съ болѣе нѣжной паренхимой и не поражаетъ листовыхъ влагалищъ съ утолщеннымъ эпидермисомъ.

Пробковый и коровой слои у деревьевъ, несомнѣнно, играютъ большую роль въ защитѣ отъ многихъ грибовъ. Пробковые ильмы, по наблюденіямъ Appel'я въ теченіе нѣсколькихъ лѣтъ не поражались грибами, тогда какъ обыкновенные ильмы, росшіе рядомъ съ пробковыми, поражались разными грибами. Сорта олифъ съ мелкой ягодой, мало развитымъ мезокарпіемъ и съ плотной древесиной, по наблюденіямъ Comes'a и Moschattini (31) мало поражаются бактеріями (Bacillus Savastanoi).

Сорта картофеля рѣзко различаются по толщинѣ коры клубней: Kreitz и Appel (105,1) установили, что по мѣрѣ утолщенія коры клубней соотвѣтственно увеличивается устойчивость къ Phytophtora, Fusarium и бактеріальнымъ заболѣваніямъ, хотя Phytophtora infestans и Fusarium могутъ проникать при благопріятныхъ условіяхъ и черезъ корковый слой.

Опушенность листвы въ нѣкоторыхъ случаяхъ несомнѣнно является положительнымъ факторомъ въ защитѣ растеній отъ паразитовъ. Foëx нашелъ, что Oidiopsis taurica легко проникаетъ въ мезофилъ почти голыхъ листьевъ эспарцета (Onobrychis) и развивается только на поверхности сильно опушенныхъ листьевъ Phlomis. Опушенность въ этомъ случаѣ является очевидно препятствіемъ для проникновенія мицелія (31).

Pietsch (1) нашелъ, что нѣкоторыя изъ ремонтантныхъ гвоздикъ устойчивы къ Perenospora, благодаря особенностямъ въ строеніи устьицъ, которыя въ этомъ случаѣ устроены такъ, что не позволяютъ гифамъ проникать въ нихъ. Наиболѣе устойчивыя изъ всѣхъ пшеницъ къ бурой, желтой и линейной ржавчинамъ однозернянки имѣютъ и наименьшія устьица. Длина устьицъ, въ среднемъ по нашимъ измѣреніямъ у Triticum monococcum var. flavescens равняется 44,8 микронамъ, тогда какъ у обыкновенной поражаемой мягкой пшеницы въ среднемъ около 60 микроновъ. Такъ какъ гифы уредоспоръ проникаютъ въ ткани черезъ устьица, то многимъ авторамъ естественной представляется связь мелкоклѣтности съ устойчивостью (Cobb, Тржебинскій, Колкуновъ).

Сорта картофеля рѣзко различаются по строенію чечевичекъ на клубняхъ. Особенности строенія этихъ чечевичекъ у разныхъ сортовъ являются существеннымъ факторомъ устойчивости при пораженіи такими грибами, какъ Oospora scabies, гифы котораго проникаютъ въ ткани черезъ чечевички и вызываютъ распространенную болѣзнь картофеля «паршу клубней».

Особенности габитуса растеній, какъ причина иммунитета.

Особенности въ формѣ листвы и листорасположеніи, въ формѣ куста и пр., отличающія сорта, объясняютъ иногда меньшую или большую поражаемость того или другого сорта.

По наблюденіямъ Appel'я, сорта картофеля съ плоской гладкой листвой и распластанной формой куста дольше задерживаютъ влагу послѣ дождей и поэтому больше страдаютъ отъ картофельной болѣзни Phytophtora infestans, чѣмъ сорта съ мелкими опушенными листьями. Зараженіе листвы у картофеля вызывается конидіями, разносимыми при помощи вѣтра; конидіи пристаютъ къ поверхности листьевъ и въ капляхъ воды высвобождаютъ зооспоры; зооспоры плаваютъ нѣкоторое время въ водѣ, теряютъ затѣмъ жгутики и прорастаютъ, проникая гифами въ устьица. Послѣ сильныхъ дождей, по наблюденіямъ Appel'я, листья нѣкоторыхъ сортовъ высыхаютъ уже черезъ полчаса, въ то время какъ другіе остаются влажными въ теченіе нѣсколькихъ часовъ. Быстро высыхающіе сорта, какъ разъ менѣе поражаются, чѣмъ медленно высыхающіе. Stuart (181) въ Америкѣ на основаніи изслѣдованія 115 сортовъ картофеля, пришелъ къ заключенію, что наиболѣе устойчивыми къ Phytophtora infestans и другимъ грибнымъ заболѣваніямъ являются сорта съ приподнятыми стеблями, мало вѣтвящіеся, съ мелкой, опушенной листвой; поражаемыми, наоборотъ, сорта, характеризующіеся сильно развѣтвленнымъ и распластаннымъ кустомъ съ крупной гладкой листвой. Jones (89) нашелъ, что устойчивые сорта картофеля характеризуются утолщенными шероховатыми стеблями, быстро деревенѣющими при основаніи и шероховатой листвой.

Carleton (27), изслѣдовавшій большое число сортовъ пшеницы въ отношеніи къ бурой ржавчинѣ, замѣтилъ, что сорта, мало поражаемые, въ общемъ характеризуются слѣдующими признаками: сравнительно низкимъ кустомъ, немногочисленными прямыми, узкими, блестящими листьями съ сильно развитой кутикулой, стеблями и листьями, покрытыми голубымъ восковымъ налетомъ, компактнымъ прямостоячимъ колосомъ.

По мнѣнію Comes'а (31, стр. 67—74) устойчивые сорта пшеницы и другихъ растеній въ отличіе отъ неустойчивыхъ формъ характеризуются въ общемъ габитусомъ растеній засушливаго континентальнаго климата, т.-е. по строенію напоминаютъ ксерофильныя растенія.

Быстрота зарубцованія ранъ и трещинъ въ покровныхъ тканяхъ, какъ факторъ устойчивости.

Кромѣ анатомическихъ и морфологическихъ особенностей покровныхъ тканей вегетативныхъ органовъ имѣетъ значеніе быстрота зарубцеванія ранъ и трещинъ въ наружныхъ тканяхъ. Многіе бактеріи и грибы проникаютъ въ ткани растеній только черезъ такія раны и трещины и поэтому имѣетъ существенное значеніе, какъ быстро образуется новая пробковая ткань на мѣстѣ поврежденія. Appel (1), Schuster (170) и другіе изслѣдователи въ Германіи выяснили этотъ вопросъ по отношенію ко многимъ сортамъ картофеля и нашли, что скорость образованія пробковаго слоя на мѣстѣ пораненія весьма различна у разныхъ сортовъ. Такъ сорта: Вольтманъ, Императоръ Рихтера, Ева образуютъ пробковую ткань черезъ 2—3 дня; Daber, Record, Ordon и другіе черезъ 8—24 часа. Соотвѣтственно скорости образованія пробковаго слоя на мѣстахъ пораненія, сорта картофеля въ разной степени поражаются Bacterium xanthochlorum и другими бактеріями. Этотъ вопросъ удалось выяснить вполнѣ опредѣленно экспериментальнымъ путемъ. Если задержать искусственно ростъ бактерій пониженіемъ температуры или созданіемъ сухой атмосферы, зараженные искусственно клубни картофеля, сильно поражаемые этими бактеріями при обыкновенныхъ условіяхъ, остаются въ такомъ случаѣ непораженными, такъ какъ картофель закрываетъ раны скорѣе, чѣмъ бактеріи успѣютъ размножиться, въ силу того, что пониженіе температуры и сухость атмосферы сильнѣе дѣйствуютъ на самихъ бактерій, чѣмъ на клубни, По отношенію къ грибнымъ заболѣваніямъ дѣло обстоитъ иначе, такъ какъ грибы могутъ проникать и черезъ пробковый слой.

Этотъ видъ устойчивости является, какъ и предыдущій, пассивнымъ, такъ какъ зарубцеваніе не есть отвѣтная реакція на проникновеніе бактерій или грибовъ, а на механическое поврежденіе, вызванное иными причинами, помимо бактерій и грибовъ.

Особенности цвѣтенія, какъ факторъ устойчивости.

Весьма существеннымъ механическимъ препятствіемъ для проникновенія грибовъ, поражающихъ завязи цвѣтовъ, напр., для головневыхъ, спорыньи и др., составляютъ особенности закрытаго цвѣтенія, характеризующія отдѣльные сорта растеній.

Такова, напр., причина иммунитета нѣкоторыхъ сортовъ пшеницы и ячменя къ пыльной головнѣ. Изслѣдованія Brefeld'а и Hecke показали, что споры этихъ видовъ головни разносятся вѣтромъ, заражаютъ рыльца и по пыльцевымъ трубкамъ гифы этихъ грибовъ проникаютъ до яйцеклѣтки. Сорта пшеницы и ячменя, какъ это извѣстно селекціонерамъ, очень рѣзко различаются по цвѣтенію: нѣкоторые сорта имѣютъ совершенно закрытое цвѣтеніе, другіе, наоборотъ, открытое или полуоткрытое. Такъ нѣкоторые двурядные сорта ячменя, въ особенности принадлежащіе къ разновидности erectum, цвѣтутъ, когда колосъ еще находится въ листовыхъ влагалищахъ, т.-е. имѣютъ клейстогамное цвѣтеніе. Твердыя

и въ особенности польскія пшеницы (T. polonicum), благодаря удлиненнымъ колосковымъ и цвѣтковымъ чешуямъ имѣютъ сравнительно закрытое цвѣтеніе. Естественно, что такіе сорта мало или почти не поражаются пыльной головней, такъ какъ споры не могутъ у нихъ достичь въ надлежащее время рылецъ. Henning (72) доказалъ наличность такого механическаго иммунитета прямымъ опытомъ. Двурядный ячмень «Frankengerste (var. erectum) обыкновенно очень мало поражается головней Ustilago nuda, въ связи съ закрытымъ цвѣтеніемъ этого сорта при обычныхъ условіяхъ погоды. Обрѣзавши часть цвѣточныхъ чешуй и высвободивши колосья изъ влагалищъ, Henning повысилъ поражаемость съ 0,004% въ естественныхъ условіяхъ до 15,4%.

Comes и Peglion (31) отмѣчаютъ меньшую поражаемость пыльной головнею остистыхъ пшеницъ по сравненію съ безостыми; ости, очевидно, затрудняютъ доступъ споръ къ завязямъ. Въ общемъ этотъ фактъ подтверждается и нашими наблюденіями въ Петровско-Разумовскомъ надъ озимыми пшеницами; но различія въ этомъ отношеніи между остистыми и безостыми пшеницами несущественны. Въ 1917 году мы имѣли случай видѣть на Красно-Кутскомъ опытномъ полѣ (Самарской губ.) посѣвы твердыхъ пшеницъ, характеризующихся наиболѣе развитыми остями изъ всѣхъ видовъ пшеницы, въ которыхъ до 15% растеній было поражено пыльной головней.

Ржаная спорынья мало разборчива въ злакахъ-хозяевахъ и поражаетъ одинаково съ рожью душистый колосокъ и овсяницу. Наблюденія Appel'я показали, тѣмъ не менѣе, что сорта ржи съ сильно развитыми цвѣточными чешуями, закрывающими завязи, меньше поражаются спорыньей по сравненію съ сортами съ короткими цвѣтковыми чешуями. Безплодные гибриды ржи съ пшеницей, а также безплодные междувидовые гибриды пшеницъ по наблюденіямъ Tschermak'а, (188), Biffen'а (15) и нашимъ, сильно поражаются спорыньей, благодаря продолжительному открытому цвѣтенію такихъ растеній. Уродливыя многоцвѣтковыя формы ржи съ растянутымъ во времени и открытымъ цвѣтеніемъ, выведенныя на Московской Селекціонной станціи, весьма сильно страдаютъ отъ спорыньи.

Закрытое зерно и форма зерна.

Меньшая поражаемость нѣкоторыхъ сортовъ пшеницы твердой головней (Tilletia), заражающей проростки зерна, повидимому, связана съ особенностями сортовъ по формѣ поверхности зерна. Наиболѣе поражаются твердой головней мягкія и карликовыя пшеницы, характеризующіяся зерномъ съ хорошо развитымъ хохолкомъ на верхушкѣ и слегка шероховатой поверхностью, способствующими приставанію споръ. Зерно твердыхъ пшеницъ, съ гладкой поверхностью обыкновенно, въ одинаковыхъ условіяхъ съ мягкими пшеницами, поражается меньше, хотя твердыя пшеницы и могутъ заражаться очень сильно, если, напр., передъ посѣвомъ намоченное зерно вывалять въ спорахъ головни. Полбы (Triticum Spelta), эммеры (T. dicoccum) и однозерняки съ зерномъ, плотно заключеннымъ въ колосковыя и цвѣтковыя чешуи, обыкновенно не поражаются твердой головней; чтобы заразить ихъ, надо зерно предваритель-

но высвободить изъ чешуй. Въ такомъ высвобожденномъ видѣ, какъ показали опыты Kirchner'a (92, 93, 94), они заражаются очень сильно.

Перерастаніе тканями растенія гифъ гриба.

Къ явленіямъ механическаго иммунитета можно отнести также случаи ухода зараженныхъ растеній отъ грибницы, благодаря быстрому росту тканей, за которымъ не успѣваетъ слѣдовать ростъ гриба. При самыхъ благопріятныхъ условіяхъ для инфекціи головневыми грибами, напр., при спеціальныхъ опытахъ съ зараженіемъ овса и пшеницы (Ustilago avenae и U. tritici), грибница иногда не доходитъ до метелки и колоса (до цвѣтовъ) и растенія внѣшне остаются здоровыми и непораженными. Микроскопическое изслѣдованіе тканей такихъ растеній обнаруживаетъ грибницу въ основаніи стеблей (Appel, Lang), свидѣтельствуя о томъ, что ткани растенія въ своемъ развитіи обогнали ростъ грибницы и тѣмъ самымъ обезвредили грибъ. Очень часто при опытахъ съ искусственнымъ зараженіемъ сортовъ овса пыльной головней, намъ приходилось отмѣчать растенія, у которыхъ главныя метелки были здоровыми, головня же (споры) развивалась только на боковыхъ стебляхъ и на недогонахъ. Такое перерастаніе, насколько позволяютъ судить наши опыты, хотя и зависитъ въ большой мѣрѣ отъ условій года, тѣмъ не менѣе является одновременно сортовымъ свойствомъ: такъ оно очень рѣдко наблюдалось у овсюговъ Avena fatua и A. Ludoviciana Dur. и весьма часто (въ 1917 г.) наблюдалось у нѣкоторыхъ коричневыхъ и сѣрыхъ культурныхъ овсовъ (напр., у var. grisea Kcke, у var. montana Al., var. brunnea Kcke (сорта Houdan, Bri, Coulommiers, Mortagne, Etampes и др.). У нѣкоторыхъ скороспѣлыхъ сортовъ, какъ Mesdago (A. diffusa var. montana Al.) пораженіе головней наблюдается крайне рѣдко, даже при искусственномъ зараженіи спорами сѣмянъ, очищенныхъ отъ цвѣточныхъ чешуй, и не лишено вѣроятности, что такое перерастаніе тканями грибницы головни у такихъ сортовъ составляетъ постоянное явленіе.

Выдѣленіе покровными тканями эфирныхъ маселъ и другихъ субстацій, какъ факторъ защиты растеній.

Наконецъ къ явленіямъ пассивнаго иммунитета можно отнести случаи устойчивости, вызываемые присутствіемъ въ покровныхъ тканяхъ особыхъ железъ, выдѣляющихъ на поверхность органовъ эфирныя масла и другія секреціи, препятствующія развитію грибовъ и бактерій. Примѣромъ такого рода устойчивости можетъ служить бѣлена — Hyoscyamus niger, въ изобиліи выдѣляющая изъ волосковъ на стеблѣ и листьяхъ слизистый секретъ. Otto Gertz спеціально изслѣдовалъ такого рода защитныя средства растеній въ отношеніи паразитическихъ видовъ Cuscuta, на которыхъ въ особенности ясно проявляется дѣйствіе ядовитыхъ секрецій. Такого рода иммунитетъ не является механическимъ, но и въ этомъ случаѣ растеніе дѣйствуетъ совершенно пассивно, выдѣляя секретъ изъ железъ не какъ активную, отвѣтную реакцію на внѣдреніе паразитовъ, а безотносительно къ нимъ.

Механическая теорія иммунитета.

Сущность явленій устойчивости, обусловленной морфологическими и анатомическими особенностями сортовъ во многихъ случаяхъ достаточно

ясна: въ механическихъ особенностяхъ строенія изслѣдователи и хотѣли видѣть прежде всего общую причину иммунитета растеній, и одной изъ первыхъ теорій, выдвинутыхъ для объясненія невосприимчивости къ инфекціоннымъ заболѣваніямъ была механическая теорія.

Австралійскій изслѣдователь Cobb, изучая въ 80-хъ и 90-хъ годахъ прошлаго столѣтія вмѣстѣ съ извѣстнымъ австралійскимъ селекціонеромъ W. Farrer'омъ сорта пшеницы, замѣтилъ, что среди нихъ наиболѣе устойчивые къ бурой ржавчинѣ выдѣлялись узкими, прямостоячими листьями и сильно развитымъ восковымъ налетомъ на стебляхъ, листьяхъ и колосьяхъ. Изслѣдовавъ анатомически нѣсколько наиболѣе устойчивыхъ и наиболѣе поражаемыхъ сортовъ, онъ нашелъ существенныя различія между устойчивыми и неустойчивыми сортами, что еще болѣе утвердило его въ томъ, что причина иммунитета заключается въ особенностяхъ механическаго строенія сортовъ. Такъ толщина стѣнокъ эпидермиса была:

	на верхней сторонѣ листа.	на нижней сторонѣ листа
У воспріимчивыхъ сортовъ:		
Zimmermann	3 micron	3—4 micron
Steinwedel	4 »	4—5 »
King's Jubilee	4 »	4—5 »
У устойчивыхъ сортовъ:		
Hornblende	6 »	7—8 »
Ward's prolific	7 »	8—9 »

Число устьицъ у устойчивыхъ сортовъ пшеницы оказалось нѣсколько меньшимъ на 1 кв. миллиметръ чѣмъ у воспріимчивыхъ и устьица у устойчивыхъ формъ въ общемъ были болѣе мелкими. На основаніи этихъ фактовъ и возникла механическая теорія иммунитета, нашедшая многихъ сторонниковъ. До сего времени приводятся анатомическія изслѣдованія, подтверждающія взгляды Cobb'a (см. напр., изслѣдованія Колкунова, Скродзскаго, 185, и др.).

Теорія иммунитета выдвинутая Cobb'омъ, вызвала рядъ повѣрочныхъ изслѣдованій. Послѣ работъ Cobb'a (30) появляется обширное изслѣдованіе Eriksson'a и Henning'a «Die Getreideroste» (1896), въ которомъ авторы, на основаніи критическаго разбора данныхъ Cobb'a и собственныхъ изслѣдованій хлѣбныхъ злаковъ, пришли къ заключенію, что «устойчивость къ ржавчинѣ у злаковъ, объясняется не только механическими причинами, какъ толщиной наружныхъ стѣнокъ эпидермиса, особенностями листовой поверхности, числомъ устьицъ, восковымъ налетомъ на стебляхъ и листьяхъ и т. п., но составляетъ сложное физіологическое явленіе» (стр. 366).

Въ 1902 году появились изслѣдованія Marshall Ward'a. Онъ изслѣдовалъ анатомически 19 видовъ костра (Bromus), различавшихся по устойчивости къ бурой ржавчинѣ, Puccinia dispersa Eriks.=P. Symphiti Bromorum F. Mull., измѣривъ величину и число устьицъ на единицу поверх-

ности, ширину и толщину листьевъ, степень опушенности листьевъ и число сосудисто-волокнистыхъ пучковъ и нашелъ, что «воспріимчивость или устойчивость ихъ не зависитъ отъ анатомической структуры листьевъ, а обусловливается какими-то внутренними факторами въ растеніи» (стр. 323, 199, а также 197).

Въ 1911 и 1912 гг. нами съ О. В. Якушкиной было анатомически изслѣдовано большое число сортовъ овса и пшеницы, различающихся по степени устойчивости къ корончатой, бурой и желтой ржавчинамъ и къ мучнистой росѣ. Наши данныя подтвердили выводы Marshall Ward'a и Eriksson'a (191, 193).

Механическая теорія иммунитета, не будучи приложима къ явленіямъ устойчивости злаковъ къ ржавчиновымъ и мучнисто-росымъ грибамъ тѣмъ не менѣе остается приложимой къ другимъ случаямъ проявленія устойчивости растеніями и въ частности къ большинству вышеприведенныхъ случаевъ устойчивости сортовъ,—рядъ приведенныхъ въ началѣ этой главы фактовъ и наблюденій безспорно служитъ подтвержденіемъ «механической» теоріи. Выдѣляя группу явленій механическаго иммунитета, мы тѣмъ самымъ признали примѣнимость этой теоріи для значительнаго числа случаевъ устойчивости сортовъ; но и принимая эту теорію, необходимо имѣть въ виду ограниченность ея примѣненія и приложимость ея лишь къ сравнительно небольшому числу случаевъ. При этомъ приходится быть очень осторожнымъ при обобщеніи отдѣльныхъ наблюденій.

Такъ, вышеуказанными наблюденіями Аппеля (1) опредѣленно была установлена зависимость устойчивости сортовъ малины къ грибу Coniothyrium отъ толщины воскового слоя на листьяхъ. Между тѣмъ въ Миннезотѣ въ С. Америкѣ, для тѣхъ же сортовъ по отношенію къ Gloesporium venetum получились совершенно иныя данныя: различія въ разной степени развитія воскового слоя не сказались на различіяхъ въ степени пораженіемости. По мнѣнію Аппеля это объясняется тѣмъ, что этотъ грибъ имѣетъ клейкія конидіи пристающія къ восковому налету, тогда какъ у Coniothyrium споры легко смываются водой съ листвы, покрытой такимъ налетомъ.

Распространенное въ литературѣ представленіе о зависимости устойчивости нѣкоторыхъ сортовъ яблокъ и грушъ къ грибамъ Venturia inaequalis Cke. и V. pirina Aderh. (Fusicladium) отъ толщины кутикулы, не подтвердилось тщательными изслѣдованіями S. Wiltshire'a (201), который выяснилъ, что тотъ и другой грибъ проникаетъ черезъ кутикулу какъ поражаемыхъ, такъ и иммунныхъ сортовъ: въ обоихъ случаяхъ аппрессоріи образуются подъ кутикулой и устойчивость сортовъ обусловливается не механическими причинами, а повидимому, исключительно антагонистическимъ дѣйствіемъ химизма клѣтокъ растенія на грибницу паразитовъ.

Что касается выше указанной анатомической особенности устойчивыхъ къ ржавчинамъ однозерянокъ, заключающейся въ мелкости устьицъ, приводимой въ литературѣ, какъ примѣръ опредѣленной зави-

симости устойчивости отъ особенностей анатомическаго строенія, то она вызываетъ сомнѣніе уже потому, что наряду съ мелкостью устьицъ число ихъ значительно больше, чѣмъ у поражаемыхъ мягкихъ пшеницъ. Такъ у Triticum monococcum var. flavescens оно =79 въ полѣ зрѣнія микроскопа, у обыкновенныхъ пшеницъ, по измѣреніямъ О. В. Якушкиной, въ среднемъ=43-46; кромѣ того, діаметръ гифъ гриба значительно меньше, чѣмъ линейная величина щели устьица, такъ по измѣреніямъ Ward'a и Evans'a (197, стр. 35) діаметръ гифъ для Puccinia dispersa=отъ 3-4 до 18 микр новъ, длина щели устьица значительно больше и, какъ показали гистологическія изслѣдованія г-жи Marryat, гифы ржавчинъ (P. glumarum) дѣйствительно проникаютъ въ устьичныя щели однозернянокъ.

Опушенность листвы картофеля, какъ показалъ Аппель и др., по отношенію къ Phytophthora infestans и у Phlomis по отношенію къ Oidiopsis taurica—дѣйствительно представляетъ положительный признакъ въ смыслѣ устойчивости къ грибамъ, но не то у другихъ растеній. Многіе авторы, напр. склонны были приписывать большую поражаемость ржавчиной мягкихъ пшеницъ по сравненію съ твердыми—опушенности листьевъ у первыхъ, а устойчивость у твердыхъ пшеницъ—гладкой восковой поверхности листьевъ, но среди устойчивыхъ сортовъ эммера (Tr. dicoccum) имѣются формы, не уступающія по опушенности воспріимчивымъ мягкимъ пшеницамъ. Сорта гороха, у которыхъ внутренность бобовъ покрыта волосками, по наблюденіямъ того же Аппеля, сильнѣе поражаются грибомъ Ascochyta pisi. Въ тканяхъ бобовъ съ опушенной внутренностью грибъ растетъ, по выраженію Аппеля, какъ въ искусственной средѣ, и заражаетъ всѣ сѣмена, тогда какъ у сортовъ безъ волосковъ сѣмена внутри бобовъ заражаются только въ томъ случаѣ, если они непосредственно примыкаютъ къ пораженному участку боба.

Распространенное мнѣніе о зависимости устойчивости клубней картофеля отъ толщины коры опровергнуто обширными изслѣдованіями Berthault во Франціи, которыми не обнаружено никакой зависимости между воспріимчивостью сорта къ Phytophtora infestans и толщиной коры клубней(11).

Общая характеристика явленій механическаго иммунитета

Какъ ни разнообразны проявленія устойчивости отдѣльными сортами, ясно, что механическое препятствіе дѣйствуетъ въ нихъ на паразита совершенно пассивно. Даже въ явленіяхъ механической устойчивости, съ перваго взгляда связанныхъ съ активностью клѣтокъ растенія, какъ при зарубцеваніи ранъ, перерастаніи тканями грибницы и выдѣленіи железами секретовъ—всѣ эти процессы идутъ безотносительно къ грибамъ и бактеріямъ и не являются реакціей на внѣдреніе паразитовъ. Пассивность есть характерная черта этой группы явленій иммунитета растеній.

Другая отличительная черта этого вида иммунитета—его относительность. Полбы и эммеры, если очистить ихъ отъ цвѣтковыхъ и колосковыхъ пленокъ, оказываются воспріимчивыми къ твердой головнѣ. Сорта ржи, мало поражаемые спорыньей, доступъ которой затруд-

ненъ закрытымъ цвѣтеніемъ, поражаются сильно, если заразить ихъ искусственно, внеся заразу въ цвѣтки. Устойчивые къ пыльной головнѣ сорта ячменя поражаются, если заразить цвѣты. Если бактеріальную заразу внести внутрь клубней картофеля, сорта обычно оказываются воспріимчивыми въ сильной степени и т. д. Сравнительно легко измѣняется механическій иммунитетъ въ зависимости отъ условій среды, погоды и т. д. (см. гл. 3). Иными словами, механическій иммунитетъ является нерѣдко весьма поверхностнымъ, хотя и наслѣдственнымъ. Устойчивые сорта внутренне, физіологически могутъ быть воспріимчивыми къ заболѣванію, хотя практически они непоражаемы или мало поражаемы. Въ американской литературѣ, въ отличіе отъ сортовъ, характеризующихся внутреннимъ физіологическимъ иммунитетомъ, такіе устойчивые сорта часто называютъ не иммунными, а «избѣгающими заражения»—«disease escaping plants», подчеркивая этимъ названіемъ непрочность механическаго иммунитета. Въ патологіи животныхъ подъ иммунитетомъ разумѣютъ часто исключительно физіологическій иммунитетъ.

Физіологическій или активный иммунитетъ.

Болѣе обширную область явленій иммунитета обнимаетъ другой видъ, который мы предложили назвать физіологическимъ или активнымъ. По существу онъ рѣзко отличимъ отъ пассивнаго иммунитета и характеризуется активными реакціями клѣтокъ хозяина-растенія на внѣдреніе паразита. Американскіе изслѣдователи—Orton, Jones, Freeman и др. даже склонны называть иммунными только сорта, обладающіе «устойчивостью, связанной съ специфической реакціей клѣтокъ хозяина-растенія» ((138), стр. 457), т.-е., физіологическимъ иммунитетомъ. Можно отмѣтить вообще тенденцію съ углубленіемъ изслѣдованія къ расширенію сферы дѣйствія этого вида иммунитета,—выше мы уже разобрали рядъ случаевъ, которые раньше ошибочно объяснялись механическими особенностями строенія сортовъ, при ближайшемъ же изученіи оказались относящимися къ явленіямъ физіологическаго иммунитета.

Гистологическая и цитологическая картина зараженія устойчивыхъ и неустойчивыхъ растеній паразитическими грибами.

Выясненію природы физіологическаго иммунитета въ большой мѣрѣ способствовали гистологическія и цитологическія изслѣдованія паразитизма и явленій зараженія устойчивыхъ и воспріимчивыхъ сортовъ. Они показали, что иммунитетъ растеній не связанъ въ большинствѣ случаевъ съ механическими особенностями покровныхъ тканей и опредѣляется главнымъ образомъ внутренней жизнедѣятельностью клѣтокъ растенія и активной реакціей клѣтокъ хозяина-растенія на внѣдреніе гифъ гриба. Особенно много сдѣлано въ этомъ направленіи въ Англіи Marshall Ward'омъ и его учениками: Gibson, Salmon, Evans, Marryat (197, 199, 67, 123, 47, 159, 201).

Гистологическое изученіе зараженныхъ тканей воспріимчивыхъ и устойчивыхъ растеній показало прежде всего, что необходимо различать двѣ отдѣльныя фазы развитія гриба на растеніи: во-первыхъ, процессъ проникновенія гифъ въ ткани растенія-хозяина черезъ устьица или путемъ прободенія оболочки покровныхъ тканей и во-вторыхъ, развитіе гриба въ тканяхъ растенія, образованіе гаусторій и собственно установленіе паразитическихъ отношеній между грибомъ и клѣтками растенія-хозяина.

Вопреки механической теоріи иммунитета оказалось, что проникновеніе гифъ въ ткани растенія происходитъ легко даже въ случаѣ полнаго несоотвѣтствія хозяина и паразита. Такъ, въ опытахъ Gibson (67) ростковыя трубки (germ-tubes) уредоспоръ Puccinia graminis, Uromyces poae при искусственномъ зараженіи свободно проникали въ устьица совершенно имъ несвойственнаго хозяина—Caltha; ростковыя трубки Puccinia taraxaci и Colecsporium senchi свободно входили въ устьица Trapaeolum; Puccinia menthae проникала въ устьица Valeriana и т. д.

Проникновеніе гифъ въ устьица зараженныхъ листьевъ въ этихъ случаяхъ сопровождалось, какъ и при зараженіи соотвѣтствующихъ этимъ грибамъ растеній, развитіемъ подъустьичныхъ вздутій гифъ. Микроскопъ показалъ, что проникновеніе гифъ Uredo chrysanthemi Roze въ устьица расъ хризантемъ, устойчивыхъ къ этому грибу, происходило совершенно свободно. Размѣры устьицъ при этомъ не имѣли значенія, такъ какъ обычно діаметръ гифъ значительно меньше длины устьичной щели.

Различія въ зараженіи воспріимчивыхъ и невоспріимчивыхъ растеній обнаруживались только со второй фазы развитія гриба, и въ опытахъ съ зараженіемъ разными видами ржавчины несвойственныхъ имъ растеній проявились въ томъ, что гифы совершенно не развивали гаусторій и на 3-й—4-й день послѣ зараженія явно отмирали. Въ опытѣ съ зараженіемъ устойчивыхъ расъ хризантемъ ржавчиной, взятой съ воспріимчивыхъ формъ этого растенія, гаусторіи развивались, но ихъ развитіе сопровождалось быстрымъ отмираніемъ клѣтокъ растеній, соприкасавшихся съ гифами, и отмираніемъ самого гриба. Иными словами, первая фаза развитія гриба еще не опредѣляетъ отношенія паразита къ хозяину и иммунитетъ обусловливается болѣе глубокими внутренними отношеніями клѣтокъ растенія къ паразитическимъ грибамъ.

Весьма детально были изслѣдованы гистологически въ томъ же направленіи г-жей Marryat (123) воспріимчивые, средне-устойчивые и совершенно устойчивые къ желтой ржавчинѣ (Puccinia glumarum Eriks). сорта пшеницы. Какъ въ опытахъ Gibson, оказалось, что при зараженіи уредоспорами даже наиболѣе устойчивыхъ пшеницъ, какъ однозерянки (Triticum monococcum), гифы ржавчины свободно проникали черезъ устьичныя щели и вели себя въ первую фазу развитія въ общемъ такъ же, какъ и при зараженіи воспріимчивыхъ и средне-устойчивыхъ сортовъ; какъ и въ опытахъ Gibson, гистологическое изслѣдованіе установило,

что причины иммунитета въ этомъ случаѣ заключаются не въ особенностяхъ структуры покровныхъ тканей, а въ какихъ-то внутреннихъ свойствахъ клѣтокъ мезофила.

Stakman установилъ аналогичный фактъ для линейной ржавчины (Puccinia graminis Pers) по отношенію къ наиболѣе устойчивымъ сортамъ пшеницы и наблюдалъ его при опытахъ зараженія различными біологическими расами этого гриба несвойственныхъ имъ родовъ и видовъ злаковъ (176, 177).

То же явленіе констатировано и для экто-и эндопаразитическихъ грибовъ, проникающихъ не черезъ устьица, а непосредственно черезъ кутикулу.

Заражая листья ячменя и овса конидіями мучнистой росы Erysiphe graminis DC. съ пшеницы, къ которой эти растенія совершенно устойчивы, Salmon показалъ, что гифы гриба тѣмъ не менѣе прободаютъ кутикулу этихъ растеній и проникаютъ въ клѣтки эпидермиса. Нерѣдко при этомъ развиваются даже гаусторіи, доходя иногда до лопастной формы; на этомъ однако развитіе гриба останавливается и дальше начинается отмираніе. Иммунитетъ къ несоотвѣтствующимъ формамъ гриба въ этомъ случаѣ обусловливается не механическими препятствіями проникновенію росткovыхъ трубокъ конидій въ клѣтки хозяина, не особенностями оболочекъ эпидермиса, но какими-то внутренними условіями, не дающими возможности грибу развивать дальше нормальныя гаусторіи.

Для ржавчины аналогичное наблюденіе было сдѣлано Klebahn'омъ еще въ 1896 г. Изслѣдуя микроскопически явленія паразитизма ржавчинныхъ грибовъ, онъ нашелъ, что ростковыя трубки спорidій Puccinia convallaria digraphidis проникали черезъ стѣнки эпидермиса несоотвѣтствующаго этой ржавчинѣ хозяина Polygonatum multiflorum; дальше этого, какъ и въ предыдущемъ примѣрѣ, развитіе гриба не шло (96).

L. Jones, N. Giddings и B. Lutman (88) нашли, что устойчивость и воспріимчивость разныхъ сортовъ картофеля къ Phytophtora infestans не зависитъ отъ различій въ строеніи эпидермиса листьевъ и кожицы клубней, «а полностью или въ большей мѣрѣ опредѣляется внутренними свойствами мезофила» (стр. 83).

Въ новѣйшее время S. Wiltshire установилъ, что аппрессоріи Venturia inaequalis Cke и V. pirina Aderh. проникаютъ черезъ кутикулу какъ устойчивыхъ, такъ и поражаемыхъ сортовъ яблокъ и грушъ и развиваются между эпидермисомъ и кутикулой и такимъ образомъ иммунитетъ къ этимъ грибамъ обусловливается не толщиною кутикулы, какъ это казалось естественнымъ раньше, а зависитъ отъ внутреннихъ реакцій клѣтокъ хозяина (201). Точно также Tisdale, гистологически изслѣдовавъ процессъ зараженія сортовъ льна Fusarium lini Bolley, нашелъ, что и этотъ грибъ проникаетъ черезъ стѣнки клѣтокъ эпидермиса какъ воспріимчивыхъ, такъ и сильно устойчивыхъ сортовъ. Больше того, Fusarium lini въ опытахъ Tisdale въ искусственныхъ культурахъ проникалъ не только въ корешки льна, но и въ корешки сѣянцевъ капусты (184).

Гистологическое и цитологическое изученіе процесса зараженія устойчивыхъ сортовъ не только перемѣстило явленія иммунитета съ поверхности органовъ внутрь клѣтокъ, но въ значительной мѣрѣ выяснило и внѣшнюю картину взаимоотношеній между клѣтками растенія-хозяина и паразитическимъ грибомъ и тѣмъ самымъ позволило подойти ближе къ самой природѣ физіологическаго иммунитета. Отношеніе клѣтокъ растенія къ гифамъ паразитическихъ грибовъ оказалось своеобразнымъ и мало напоминающимъ обычный инфекціонный процессъ, какимъ мы его себѣ представляемъ на основаніи свѣдѣній изъ области животной патологіи.

Гистологическая картина зараженія устойчивыхъ и поражаемыхъ растеній болѣе или менѣе различна при разныхъ заболѣваніяхъ. Наименѣе изученъ цитологически процессъ зараженія воспріимчивыхъ и устойчивыхъ сортовъ такими грибами, какъ головневые, заражающими растеніе въ моментъ прорастанія сѣмени, и грибами, заражающими завязи цвѣтовъ, какъ спорынья и нѣкоторые виды головни. Наиболѣе изученнымъ въ настоящее время является процессъ зараженія растеній различными видами ржавчины и мучнистой росы, сравнительно болѣе доступный для изученія. Поэтому и въ дальнѣйшемъ схематическомъ описаніи цитологической и гистологической картины зараженія устойчивыхъ и неустойчивыхъ сортовъ мы будемъ придерживаться главнымъ образомъ отношеній растеній къ этимъ заболѣваніямъ.

При пораженіи воспріимчивыхъ растеній, какъ это ни странно съ перваго взгляда, клѣтки хозяина по внѣшнему виду мало страдаютъ отъ внѣдренія паразита. По наблюденіямъ Ward'a, Evans'a, Marryat, Gibson, Stakman'a, Salmon'a, Mains'a, и др., нормальный процессъ зараженія воспріимчиваго растенія проявляется цитологически въ слѣдующихъ особенностяхъ: 1) гифы, проникшія въ ткани и клѣтки растенія, выглядятъ вполнѣ здоровыми, содержатъ нерѣдко по нѣсколько ядеръ (Marryat) и энергично растутъ въ тканяхъ растенія; 2) гаусторіи сильно развиты и развѣтвлены, въ отдѣльныя клѣтки хозяина идутъ по двѣ и больше гаусторій; 3) клѣтки хозяина, несмотря на сильное развитіе гифъ и гаусторій, имѣютъ здоровый несморщенный видъ; мезофиллъ (въ случаѣ пораженія ржавчиной) полонъ зеленыхъ хлоропластовъ и нерѣдко крахмала (Tischler, Mains); даже при образованіи пустулъ со спорами, клѣтки, смежныя съ пустулой, еще остаются зелеными и выглядятъ нормальными. Отдѣльныя мертвыя клѣточки попадаются въ сильно пораженныхъ участкахъ, но, какъ показали изслѣдованія многихъ растеній по отношенію къ разнымъ паразитическимъ грибамъ, никогда грибъ при зараженіи воспріимчивыхъ сортовъ не убиваетъ быстро клѣтокъ, съ которыми онъ соприкасается; клѣтки остаются долгое время внѣшне нормальными и сохраняютъ тургоръ. «Ржавчина — отмѣчаетъ Marshall Ward, если она вполнѣ соотвѣтствуетъ хозяину, отнюдь не дѣйствуетъ, какъ истощающій паразитъ, но только слегка используетъ своего хозяина и даже стимулируетъ клѣтки нѣкоторое время къ жизнедѣятельности» (198, стр. 299).

Внѣшній видъ зараженнаго воспріимчиваго сорта вполнѣ соотвѣтствуетъ гистологической картинѣ (см. табл.). При зараженіи сильно воспріимчиваго сорта ржавчиной или мучнистой росой (Erysiphe) образуются крупныя пустулы гриба, ихъ очень много, при сильномъ зараженіи онѣ почти сплошь покрываютъ листовую и стеблевую поверхность, споръ въ пустулахъ много, споры легко отдѣляются; смежныя съ пустулами участки ткани остаются интенсивно зелеными и видимо мало страдаютъ отъ гриба. Въ отдѣльныхъ случаяхъ стимуляція клѣтокъ хозяина къ болѣе интенсивному росту проявляется очень ясно, напр., при пораженіи воспріимчивыхъ сортовъ ржавчиной, головней и мучнистой росой. Такъ, если листъ воспріимчиваго сорта по какой-либо причинѣ (помимо гриба) начинаетъ отмирать и хлоропасты начинаютъ разрушаться, участки, смежные съ пустулами гриба, долгое время остаются зелеными, рѣзко выдѣляясь на общемъ блѣдномъ или буромъ фонѣ. При зараженіи головней воспріимчивыхъ сортовъ проса намъ неоднократно приходилось наблюдать, какъ въ полевыхъ условіяхъ, такъ и въ вегетаціонныхъ сосудахъ, сильное увеличеніе кустистости у пораженныхъ растеній. Въ отдѣльныхъ случаяхъ при полномъ соотвѣтствіи гриба хозяину-растенію, можно говорить даже о симбіотическихъ отношеніяхъ, по крайней мѣрѣ въ началѣ развитія гриба (Ward, Marryat, Stakman, Zach, Salmon).

Не всегда картина пораженія воспріимчиваго сорта совпадаетъ съ выше приведенной. При зараженіи напр., воспріимчивыхъ сортовъ картофеля Phytophtora infestans клѣтки хозяина на зараженномъ участкѣ отмираютъ довольно быстро по сравненію съ тѣмъ, что наблюдается при зараженіи ржавчиной. Но и здѣсь, какъ показали изслѣдованія Jones'a, Giddings'a и Lutman'a, грибъ не сразу разрушаетъ клѣтки и хлоропласты; клѣтки, окруженныя грибнымъ мицеліемъ, еще нѣкоторое время полны хлоропластами, наполненными крахмальными зернами. Клѣтки листа, повидимому, могутъ даже накоплять крахмалъ въ присутствіи паразита, хотя въ этомъ случаѣ скопленіе крахмальныхъ зеренъ можно понимать какъ результатъ того, что клѣтки съ хлоропластами, окруженныя гифами, не выдѣляютъ діастаза, необходимаго для перемѣщенія крахмала. Видимое быстрое побуреніе клѣтокъ клубня при зараженіи Phytophtora infestans, какъ показалъ Delacroix, обусловливается главнымъ образомъ бактеріями, слѣдующими за Phytophtora (88, стр. 29—30).

Совершенно иначе обстоитъ дѣло при зараженіи у с т о й ч и в ы х ъ сортовъ. Наиболѣе характерная особенность, ясно обнаруживающаяся на срѣзахъ черезъ зараженныя мѣста сильно устойчивыхъ сортовъ, состоитъ въ томъ, что отмираютъ не только гифы гриба въ участкѣ, гдѣ они проникли въ растеніе, какъ этого можно было ждать на основаніи общей схемы инфекціоннаго патологическаго процесса у животныхъ, но прежде всего клѣтки самого хозяина. И чѣмъ меньше соотвѣтствія между хозяиномъ-растеніемъ и грибомъ, чѣмъ устойчивѣе растеніе, тѣмъ быстрѣе гибнутъ клѣтки, непосредственно примыкающія къ гифамъ; за отмираніемъ клѣтокъ хозяина наступаетъ смерть самого гриба. Клѣтки растенія

въ этомъ случаѣ, какъ бы обладаютъ повышенной чувствительностью: чѣмъ болѣе устойчивъ сортъ, тѣмъ рѣзче проявляется эта повышенная чувствительность клѣтокъ, внѣшне выражающаяся въ отмираніи ихъ при соприкосновеніи съ гифами гриба. Въ схемѣ цитологическая картина у такихъ устойчивыхъ сортовъ при зараженіи проявляется слѣдующимъ образомъ: 1) гифы проникшаго въ клѣтки или ткани гриба съ самаго начала выглядятъ водянистыми; ядра въ гифахъ, если и имѣются, мало замѣтны; 2) гаусторіи или совершенно не образуются, или не достигаютъ нормальной величины и не вѣтвятся; 3) процессъ внѣдренія гифъ въ клѣтки или ткани сопровождается быстрымъ сморщиваніемъ и отмираніемъ клѣтокъ. Хлоропласты, повидимому, измѣняются въ первую очередь, скопляясь сначала въ комки неправильной формы (Stakman, Вавиловъ), блѣднѣютъ и теряютъ зернистую форму. Отмираніе идетъ особенно быстро въ частяхъ клѣтокъ, непосредственно прилегающихъ къ гифамъ. Stakman наблюдалъ при зараженіи отдѣльными біологическими расами линейной ржавчины (Puccinia graminis) несвойственныхъ ей злаковъ, что въ то время какъ хлоропласты въ клѣткѣ на сторонѣ, ближней къ гифѣ, выглядятъ совершенно разрушенными, на другой сторонѣ, противоположной гифѣ, они еще имѣютъ нормальный видъ. Въ конечномъ итогѣ хлоропласты совершенно исчезаютъ, ядра распадаются, протоплазма свертывается, клѣтки сморщиваются и отстаютъ отъ сосѣднихъ нормальныхъ. 4) Пустулы со спорами обыкновенно въ случаяхъ сильной устойчивости сорта (напр., при зараженіи однозернянокъ желтой или бурой ржавчиной) совершенно не образуются; въ тѣхъ же случаяхъ, когда онѣ образуются и могутъ быть обнаружены на срѣзѣ, онѣ бываютъ настолько слабо развиты, что обыкновенно не могутъ прорвать эпидермиса и выйти наружу. 5) Уже вскорѣ послѣ внѣдренія гриба въ ткани или клѣтки гифы становятся вакуолистыми и начинаютъ явно отмирать, при этомъ отмираніе идетъ отъ мѣста соприкосновенія гифъ съ клѣтками. По наблюденіямъ Gibson, Marryat и др. въ то время, какъ снаружи гифы выглядятъ еще живыми, выполненными протоплазмой, внутри тканей (если срѣзъ сдѣланъ спустя нѣсколько дней послѣ зараженія) онѣ выглядятъ пустыми, сморщенными. И чѣмъ менѣе соотвѣтствуетъ растеніе грибу, тѣмъ быстрѣе наступаетъ смерть паразита, также какъ и мѣстное отмираніе клѣтокъ самого хозяина.

Внѣшне зараженіе сильно устойчивыхъ сортовъ проявляется мало, такъ какъ пустулъ гриба, выходящихъ на поверхность, не образуется и только на очень ограниченныхъ участкахъ, гдѣ произошло зараженіе, наблюдаются мелкія темныя или бурыя пятнышки (или точки) мертвой ткани, словно въ этихъ мѣстахъ къ листовой и стеблевой поверхности прикасались накаленной иголкой (напр., у сортовъ Rusa rugosa, искусственно зараженныхъ Phragmidium subcorticium, или у однозернянокъ, искусственно зараженныхъ бурой или желтой ржавчиной). При искусственномъ зараженіи совершенно устойчивой «Персидской пшеницы» мучнистой росой (Erysiphe graminis), взятой съ воспріимчиваго сорта

пшеницы, на участкахъ зараженія наблюдается поблѣдненіе тканей, связанное съ разрушеніемъ хлоропластовъ. Листва и стебли, за исключеніемъ этихъ мелкихъ участковъ, остаются совершенно здоровыми и продолжаютъ свой нормальный ростъ. Въ случаѣ крайняго несоотвѣтствія между хозяиномъ и паразитомъ, часто невооруженнымъ глазомъ нельзя обнаружить никакихъ слѣдовъ проникновенія гриба въ ткани.

У средне-устойчивыхъ сортовъ цитологическая картина имѣетъ промежуточный характеръ между вышеприведенными крайними типами. Гифы гриба растутъ сначала интенсивно и выглядятъ нормальными: гаусторіи развиваются, но въ меньшемъ числѣ и мельче, чѣмъ у воспріимчивыхъ растеній; клѣтки хозяина отмираютъ медленнѣе, чѣмъ у сильно устойчивыхъ сортовъ, но на значительно большихъ участкахъ; если пустулы со спорами образуются, то обыкновенно болѣе мелкія и въ гораздо меньшемъ числѣ, чѣмъ на воспріимчивыхъ сортахъ; многія изъ пустулъ не выходятъ на поверхность, будучи не въ состояніи разорвать эпидермисъ растенія. Внѣшне листья и стебли такихъ растеній при сильномъ зараженіи бываютъ покрыты большимъ числомъ бурыхъ пятенъ, свидѣтельствующихъ объ отмираніи тканей въ этихъ участкахъ растенія. Этотъ промежуточный типъ физіологической устойчивости особенно распространенъ въ растительномъ царствѣ и представленъ разными степенями иммунитета, соотвѣтственно которымъ и цитологическая картина устойчивости въ отдѣльныхъ случаяхъ выражена болѣе или менѣе ясно.

Такова въ общихъ чертахъ цитологическая схема взаимоотношеній между клѣтками устойчивыхъ и воспріимчивыхъ растеній и паразитическими грибами, приложимая къ большинству случаевъ зараженія растеній такими паразитическими грибами какъ Uredinaceae, Erysiphaceae, Peronosporaceae, Ustilaginaceae, Spheriaceae.

Явленіе фагоцитоза.

Защитная реакція клѣтокъ хозяина-растенія на внѣдреніе паразита можетъ проявляться въ отдѣльныхъ случаяхъ и въ иныхъ формахъ. Такъ, при изученіи эндотрофной микоризы Noël Bernard'омъ (8, 9), Burgeff'омъ, Magnus'омъ, Комаровымъ (102) и другими изслѣдователями были констатированы въ нѣсколькихъ случаяхъ опредѣленныя явленія внутриклѣточнаго перевариванія гифъ грибовъ клѣтками корней орхидей и саговниковыхъ, особенно при переполненіи клѣтокъ гифами, т.-е. наблюдалось явленіе, аналогичное явленію фагоцитоза въ животномъ иммунитетѣ съ той только особенностью, что фагоцитозъ здѣсь имѣетъ мѣсто въ неподвижныхъ клѣткахъ. Фагоцитарная способность свойственна не всѣмъ клѣткамъ корней этихъ растеній, а только нѣкоторымъ, которыя можно назвать клѣтками-фагоцитами. Такъ клѣтки, черезъ которыя грибъ (Rhisoctonia) проникаетъ въ ткани орхидей и большее или меньшее число сосѣднихъ съ ними рядовъ не проявляютъ способности переваривать грибныя нитки. Въ общемъ фагоцитами являются паренхиматозныя клѣтки мякоти корней. Ближайшее участіе въ перевариваніи гифъ принимаютъ ядра. Въ клѣткахъ, сильно зараженныхъ грибомъ, ядра выглядятъ значительно крупнѣе, чѣмъ въ сосѣднихъ незараженныхъ клѣткахъ:

очертанія ядеръ, тамъ гдѣ идетъ перевариваніе гриба, становятся неправильными, нерѣдко ядра въ такихъ клѣткахъ принимаютъ амебообразную форму, при чемъ они всегда прижаты съ боку къ комку перевариваемой грибной массы. Сами ядра становятся зернистыми, зернышки хроматина при окраскѣ гематоксилиномъ окрашиваются очень ярко по сравненію съ ядрами въ клѣткахъ безъ гифъ. Когда процессъ перевариванія законченъ, ядра снова принимаютъ шарообразную форму и переходятъ въ покоющееся состояніе (Комаровъ, 102, стр. 1400—1492). Noël Bernard наблюдалъ случаи, когда процессъ перевариванія заканчивался не только гибелью гриба, но и ядра переваривающей его клѣтки.

Явленія фагоцитоза у растеній въ случаяхъ эндотрофной микоризы представляютъ большой интересъ и заслуживаютъ дальнѣйшаго изученія, но пока, насколько намъ извѣстно, нѣтъ опредѣленныхъ данныхъ о широкомъ участіи фагоцитоза у растеній въ явленіяхъ иммунитета.

Реакція самозащиты растеній на внѣдреніе грибныхъ паразитовъ проявляется иногда въ формѣ развитія подъ вліяніемъ паразита различныхъ новообразованій, даже цѣлыхъ тканей, изолирующихъ гифы гриба отъ дальнѣйшаго распространенія. Внѣшне проявленія такого рода реакцій весьма разнообразны и изучаются патологической анатоміей, систематизирующей факты, относящіеся къ этой области. Въ однихъ случаяхъ реакція затрагиваетъ только маленькіе участки, вызывая внѣшне едва замѣтныя количественныя и качественныя измѣненія на поверхности органовъ; въ другихъ случаяхъ, наоборотъ, образуются новые участки тканей, даже цѣлые органы. Сюда относится: образованіе галловъ, какъ отвѣтной реакціи на внѣдреніе гриба, опробковеніе тканей, вызывающее изоляцію отмирающихъ пораженныхъ клѣтокъ, каллозныя образованія, явленія смолотеченія и т. д. Проникновеніе гифъ въ отдѣльныя клѣтки вызываетъ иногда выдѣленіе протоплазмой вокругъ проникающей гифы оболочки въ видѣ футляра, мѣшающаго дальнѣйшему росту паразитнаго гриба внутрь клѣтки; оболочка клѣтокъ въ такихъ случаяхъ инфильтрируется новыми веществами, напр., пробковымъ веществомъ (Guttenberg 68; Küster 107). Л. Брюллова (23) наблюдала образованіе изъ протоплазмы оболочки вокругъ гифъ въ клѣткахъ водоросли Vaucheria при инфекціи ихъ грибами. При этомъ въ нѣкоторыхъ случаяхъ гифы замуровывались въ такихъ футлярахъ изъ оболочки, дальнѣйшій ихъ ростъ прекращался, и клѣтки оставались живыми; въ другихъ грибъ въ результатѣ такихъ процессовъ проводился, какъ бы по каналу изъ оболочки, черезъ всю клѣтку и выводился наружу; въ третьихъ случаяхъ грибъ пробуравливалъ защитный футляръ и входилъ въ клѣтку, быстро вызывая ея отмираніе.

Хемотропическая теорія иммунитета.

Одной изъ первыхъ теорій, предложенныхъ для объясненія физіологическаго иммунитета, является хемотропическая теорія англійскаго изслѣдователя G. Massee.

Еще въ 70-хъ годахъ прошлаго столѣтія de Bary въ его знаменитой

«Морфологіи и біологіи грибовъ» высказалъ предположеніе, что ростки паразитическихъ грибовъ привлекаются въ ткани соотвѣтствующихъ хозяевъ-растеній специфическими веществами, выдѣляемыми поверхностью растеній (38, стр. 393). Въ 80-хъ годахъ Pfeffer'у удалось показать на опытѣ, что свободно двигающіяся въ водѣ зооспоры сапрофитнаго грибка Saprolegnia ferax, поселяющагося на трупахъ мухъ, дѣйствительно привлекаются къ субстрату въ результатѣ положительнаго хемотактическаго дѣйствія послѣдняго на споры (142). Въ 90-хъ же годахъ японскій изслѣдователь Miyoshi Manabu рядомъ опытовъ въ лабораторіи Пфеффера установилъ, что и ростковыя трубки грибовъ привлекаются хемотропически растворами различныхъ солей и другихъ веществъ, въ особенности сахаровъ. Даже слабые водные растворы тростниковаго сахара, въ 0,01% дѣйствовали притягивающимъ образомъ на Mucor; мясной экстрактъ дѣйствовалъ положительно хемотропически на Saprolegnia даже въ концентраціи 0,001%. Большое значеніе, какъ выяснилось изъ опытовъ Miyoshi, при этомъ имѣетъ концентрація раствора; одно и то же вещество въ слабомъ растворѣ дѣйствуетъ положительно хемотропически, въ болѣе концентрированномъ видѣ отрицательно. Среди веществъ, дѣйствующихъ положительно хемотропически, оказались: сахароза, глюкоза, аспарагинъ, пептонъ; слабѣе притягивали левулоза и лактоза; мальтоза оказалась нейтральной; свободныя органическія и неорганическія кислоты и нѣкоторыя соли дѣйствовали хемотропически отрицательно.

Для опытовъ Miyoshi высѣвалъ споры грибовъ на продыравленныя острой иглой пластинки слюды или на кусочки кожицы съ устьицами луковицъ Allium Cepa, соприкасавшіеся нижней стороной съ раздражающимъ растворомъ; для этой цѣли примѣнялись также живые листья традесканціи, инъецировавшіеся изслѣдуемымъ растворомъ. Все это помѣщалось, для развитія грибовъ, въ темный шкафъ, насыщенный парами воды. Если только растворъ даннаго вещества дѣйствовалъ хемотропически положительно—грибныя нити прорастали въ устьица или поры, въ опытахъ съ листьями традесканціи гифы проникали даже черезъ оболочки клѣтокъ; между тѣмъ, безъ химическаго раздражителя, напр., въ случаѣ инъецированія листа традесканціи водой, грибные ростки располагались безразлично по отношенію къ широко открытымъ устьицамъ. Miyoshi изслѣдовалъ въ этомъ отношеніи сапрофитные грибы: Mucor Mucedo, Penicillium glaucum, Aspergillus niger, Saprolegnia и др., но аналогичные результаты получились и съ факультативнымъ паразитомъ Botrytis и съ уредоспорами типичнаго облигатнаго паразита Puccinia graminis (правда, въ послѣднемъ случаѣ менѣе ясно), при инъекціи листьевъ традесканціи сливовымъ декоктомъ (128).

Изслѣдованія Massee.

Въ 900-годахъ аналогичные опыты были поставлены Massee съ большимъ числомъ факультативныхъ и облигатныхъ паразитическихъ грибовъ. Въ качествѣ испытуемыхъ веществъ брались главнымъ образомъ выжимки клѣточнаго сока разныхъ растеній и растворы нѣкоторыхъ веществъ, содержащихся въ клѣточномъ сокѣ растеній: тростниковаго

сахара, винограднаго сахара, аспарагина, яблочной кислоты, щавелевой кислоты. Вещества эти брались для опытовъ въ различныхъ концентраціяхъ и смѣшивались съ желатиной; масса желатины выливалась въ чашки Петри, а на нее помѣщались продыравленныя слюдяныя или целлулоидныя пластинки, на которыя высѣвались споры испытуемаго гриба. Для этой же цѣли инъецировались листья орхидеи Oncidium bellatulum. Развитіе грибовъ шло въ насыщенномъ влагою пространствѣ.

Опыты Massee выяснили, что въ то время какъ для факультативныхъ паразитовъ положительный хемотропизмъ обнаруживается подъ вліяніемъ сахаровъ и аспарагина,—по отношенію къ облигатнымъ паразитическимъ грибамъ положительно хемотропически дѣйствовали **только выжимки клѣточнаго сока** тѣхъ растеній, на которыхъ обычно паразитируютъ данные грибы (Cercospora melonis, Macrosporium tomato, Cladosporium fulvum, Sclerotinia fructigena, Phragmidium violaceum). Въ одномъ опытѣ Massee споры Cercospora melonis, гриба, паразитирующаго на огурцахъ, при посѣвѣ на листьяхъ орхидеи, инъецированной сокомъ изъ огуречныхъ листьевъ, не только проросли въ устьица орхидеи, но образовали нѣсколько конидіофоръ съ конидіями (124, стр. 136).[1])

Этотъ фактъ, по мнѣнію Massee, объясняетъ явленія облигатнаго паразитизма многихъ грибовъ, строго пріуроченныхъ къ жизни на опредѣленныхъ видахъ растеній. Грибъ въ такихъ случаяхъ настолько специализированъ въ выборѣ хозяевъ, что его ростковыя трубки отвѣчаютъ положительно только клѣточному соку одного вида растеній,—опредѣленной комбинаціи веществъ, свойственной только клѣточному соку опредѣленнаго вида. И обратно, въ тѣхъ случаяхъ, когда специализація выражена слабо, когда грибы въ состояніи нападать на многіе виды и роды растеній (какъ напр., изслѣдованный въ опытахъ Massee факультативный паразитъ Botrytis), уже одного присутствія въ клѣточномъ соку сахара, по мнѣнію Massee, достаточно для возникновенія паразитизма. Объясненіе же тому, что Botrytis не становится паразитомъ каждаго растенія, клѣточный сокъ котораго содержитъ сахаръ, Massee видитъ въ присутствіи въ клѣточномъ соку этихъ растеній другихъ соединеній, дѣйствующихъ хемотропично отрицательно на ростковыя трубки, что доказывается и опытомъ, обнаружившимъ, что яблочная и щавелевая кислоты, присутствующія нерѣдко въ клѣточномъ соку многихъ растеній, дѣйствуютъ рѣзко отрицательно хемотропично на Botrytis. Въ большомъ количествѣ яблочная кислота имѣется, напр., въ зеленыхъ яблокахъ, почему обыкновенно въ садахъ зеленыя яблоки, несмотря на присутствіе въ нихъ сахара, не поражаются этимъ грибомъ. Щавелевая кислота содержится въ большомъ количествѣ въ клѣточномъ соку полу-зрѣлыхъ плодовъ томата и въ такомъ видѣ это растеніе не поражается Botrytis. Въ зрѣлыхъ яблокахъ количество яблочной кислоты сильно убываетъ, такъ же, какъ и количество щавелевой кислоты въ зрѣлыхъ томатахъ,

[1]) Самъ Massee сознается въ томъ, что выжимки сока изъ листьевъ далеко не то же самое, что клѣточный сокъ (стр. 14).

количество же сахара увеличивается и въ такомъ видѣ яблокѣ и томаты сильно поражаются Botrytis.

Аналогичные результаты получились въ опытахъ Massee съ устойчивыми сортами огурцовъ и томатовъ. Изъ ряда огуречныхъ растеній, сильно пораженныхъ грибомъ Dendryphium comosum, рѣзко выдѣлилось на грядѣ невоспріимчивостью одно растеніе. Ни искусственное, ни естественное зараженіе этого растенія отъ сосѣднихъ пораженныхъ экземпляровъ не удавалось. Была взята 2% выжимка сока изъ листьевъ этого растенія, и на продырявленной слюдяной пластинкѣ, соприкасавшейся съ субстратомъ, содержащимъ этотъ растворъ, были высѣяны споры Dendryphium comosum. «Я былъ пораженъ—пишетъ Massee—увидѣвъ, что % проросшихъ споръ былъ малъ и что ростковыя трубки не подвергались хемотропическому воздѣйствію питающаго раствора. Были поставлены многочисленные опыты съ растворомъ клѣточнаго сока иммуннаго растенія разной концентраціи, отъ 0,05 до 5%, и при различной температурѣ, но процентъ прорастанія во всѣхъ опытахъ оставался низкимъ и ростковыя трубки абсолютно отказывались реагировать на раздраженіе клѣточнаго сока» (стр. 16—17). Наоборотъ, въ контрольныхъ опытахъ съ тѣми же спорами Dendryphium comosum, посѣянными на слюдяной пластинкѣ, соприкасавшейся съ 2% растворомъ клѣточнаго сока, полученнаго изъ листьевъ воспріимчивыхъ огуречныхъ растеній, грибъ прекрасно прорасталъ и ростковыя трубки подвергались положительному хемотропическому вліянію субстрата. Подобные опыты были повторены и съ иммунными растеніями томата въ отношеніи къ грибу Macrosporium tomato.

Изъ этихъ опытовъ Masse дѣлаетъ заключеніе, что вхожденіе ростковыхъ трубокъ паразитическихъ грибовъ въ ткани живого здороваго растенія зависитъ отъ присутствія въ клѣткахъ хозяина нѣкоторыхъ веществъ, притягивающихъ грибъ; другими словами, зараженіе растеній обусловливается положительнымъ хемотропизмомъ. Иммунными растеніями, по Massee, являются тѣ, въ которыхъ отсутствуютъ вещества, необходимыя для хемотропическаго привлеченія гриба.

Такимъ образомъ, сложныя явленія воспріимчивости и устойчивости растеній сводятся, по этой хемотропической теоріи иммунитета, къ присутствію или отсутствію въ клѣткахъ растенія-хозяина веществъ, дѣйствующихъ притягивающимъ или отталкивающимъ образомъ на ростковыя трубки грибовъ. Болѣе подробно эта теорія не была разработана.

Критика хемотропической теоріи.

Хемотропическая теорія иммунитета, несмотря экспериментальныя данныя, приводимыя въ ея защиту и въ особенности на интересный опытъ Massee съ выжимками сока изъ листьевъ устойчивыхъ сортовъ томатовъ и огуречныхъ растеній по отношенію къ грибу Cercospora melonis, не представляется убѣдительной и во всякомъ случаѣ не пріемлема для огромнаго большинства изученныхъ случаевъ физіологическаго иммунитета.

Прежде всего не вполнѣ убѣдительны обобщенія Massee отъ опытовъ съ растворами веществъ и выжимками сока изъ листьевъ на процессы въ живыхъ клѣткахъ и тканяхъ. Не надо забывать, что клѣточный сокъ, который, по мнѣнію Massee, привлекаетъ ростковыя трубки грибовъ, находится не на поверхности клѣтокъ и органовъ, какъ въ опытахъ Miyoshi и Massee съ посѣвомъ споръ на слюдяныя пластинки или на инъецированныя листья орхидеи и традесканціи, а внутри самихъ клѣтокъ, и поэтому трудно себѣ представить, какъ клѣточный сокъ, заключенный въ вакуоляхъ, помимо развѣ осмотическаго давленія, могъ дѣйствовать химически на разстояніи на гифы грибовъ. Нельзя отрицать экзосмоса нѣкоторыхъ веществъ изъ тканей наружу, напр., въ капли воды или росы, подтвержденіемъ чему служатъ опыты Brown'a (22, 22a) съ Botrytis cinerea; но какія вещества выходятъ изъ клѣтокъ до сихъ поръ не выяснено, установленъ лишь фактъ ихъ выдѣленія; и нѣтъ основаній отождествлять ихъ съ составомъ клѣточнаго сока.

Во-вторыхъ, что особенно существенно, гистологическая картина зараженія устойчивыхъ сортовъ, описанная подробно выше и изслѣдованная главнымъ образомъ уже послѣ опубликованія работъ Massee, противорѣчитъ хемотропической теоріи иммунитета. Мы видѣли на примѣрахъ ржавчины и мучнистой росы, что проникновеніе грибовъ и вхожденіе ихъ въ ткани и клѣтки растеній не опредѣляется тѣмъ, является ли данный сортъ устойчивымъ или поражаемымъ. Даже при абсолютной устойчивости сортовъ, сопровождающейся, по мнѣнію Massee, отрицательнымъ хемотропизмомъ, грибы проникаютъ въ клѣтки и ткани, напр., листьевъ овса или пшеницы при зараженіи конидіями ячменной мучнистой росы или при зараженіи однозернянокъ желтой ржавчиной; особенно поучительны въ этомъ отношеніи опыты Gibson и Salmon'a. Гистологическое и цитологическое изслѣдованіе инфекціи иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ ясно показываетъ, что сущность явленія иммунитета лежитъ гораздо глубже въ природѣ клѣтокъ хозяина-растенія и гифъ самого гриба, а не только въ отрицательномъ хемотропическомъ дѣйствіи клѣтокъ растенія на ростковыя трубки грибовъ. При изученіи гистологіи процесса зараженія иммунныхъ растеній, приходишь къ заключенію, что грибъ заражаетъ растеніе, несмотря на индивидуальность хозяина, и хемотропизмъ, если онъ и играетъ какую-либо роль въ этомъ процессѣ, то весьма незначительную; образованіе первоначальныхъ стадій мицелія слишкомъ мало говоритъ о дальнѣйшихъ взаимоотношеніяхъ хозяина и паразита, которыми, въ сущности, опредѣляется иммунитетъ или воспріимчивость даннаго растенія. Проникновеніе же ростковыхъ трубокъ грибовъ, какъ показываютъ изслѣдованія Fromme, можетъ быть объяснено и другими причинами, помимо хемотропизма, напр., отрицательнымъ фототропизмомъ ростковыхъ трубокъ грибовъ, какъ это удалось доказать Fromme для уредоспоръ Puccinia rhamni (117). Brown нашелъ, что ростковыя трубки Botrytis cinerea свободно проникали даже въ эпидермисъ, снятый съ растенія и промытый до тѣхъ поръ, пока не были

удалены всѣ растворимыя вещества; также онѣ свободно проникали и черезъ пленки изъ парафина, непроницаемыя для электролитовъ. Имъ высказано предположеніе, что можетъ быть стимуломъ для проникновенія является самый контактъ ростковыхъ трубокъ съ эпидермисомъ.

Далѣе, ни Miyoshi, ни Massee не расчленили въ своихъ опытахъ явленія хемотропизма отъ явленій осмотропизма, т.-е. вліянія, помимо химизма веществъ, осмотическаго дѣйствія изслѣдованныхъ растворовъ; ни тотъ, ни другой не упоминаютъ объ этомъ видѣ тропизма, который несомнѣнно имѣлъ то или иное значеніе въ опытахъ этихъ изслѣдователей. Указанія на необходимость расчлененія разныхъ видовъ тропизмовъ въ общей формѣ высказаны только Pfeffer'омъ (141, т. II, стр. 582—583) и болѣе подробно развиты Fulton'омъ (62a).

Наконецъ имѣются и опыты, совершенно противорѣчащіе даннымъ Miyoshi и Massee. Такъ Fulton, изслѣдовавъ большое число различныхъ грибовъ по отношенію къ разнымъ растворамъ питательныхъ веществъ при разной концентраціи, пришелъ къ отрицательному выводу относительно ихъ хемотропическаго вліянія на грибы (62a) и оспариваетъ выводы Massee. Также Brown въ лабораторіи Blackman'а, изслѣдовавъ дѣйствіе соковъ сильно воспріимчивыхъ и сильно устойчивыхъ растеній къ Botrytis cinerea не обнаружилъ замѣтныхъ различій въ дѣйствіи ихъ на прорастаніе споръ и пришелъ къ заключенію, что химизмъ клѣточнаго сока не имѣетъ прямого отношенія къ проявленію иммунитета клѣтками (22, 22a).

Осмотическое давленіе клѣточнаго сока и тургоръ клѣтокъ, какъ факторы устойчивости.

Въ противоположность теоріи Massee существуетъ мнѣніе, по которому опредѣляющими факторами въ паразитизмѣ вообще и въ опредѣленіи иммунитета или воспріимчивости растеній является не хемотропизмъ, а осмотическое давленіе клѣточнаго сока и тургоръ клѣтокъ. Сторонники этого воззрѣнія придерживаются нѣсколько различныхъ взглядовъ. Одни изъ нихъ, какъ Mac Dougal, Cannon и Laurent, склонны придавать рѣшающее значеніе осмотическому давленію, другіе, какъ итальянскій изслѣдователь Rivera, приписываютъ большую роль тургору клѣтокъ растенія.

Изучая явленія паразитизма высшихъ зеленыхъ растеній, Mac Dougal и Cannon нашли, что во всѣхъ случаяхъ естественнаго паразитизма растенія-хозяева имѣли болѣе низкое осмотическое давленіе сока по сравненію съ ихъ паразитами и что для установленія искусственнаго паразитизма растеніе-паразитъ должно имѣть болѣе высокое осмотическое давленіе, чѣмъ растеніе хозяинъ (120, 121). Тотъ же фактъ былъ независимо установленъ Senn'омъ и Hagler'омъ для другихъ зеленыхъ и незеленыхъ растеній-паразитовъ (171). Различія иногда достигали большихъ размѣровъ: такъ, напр., осмотическое давленіе у Viscum album равнялось приблизительно 35 атмосферамъ; у ея же хозяина Sorbus=14 атмосферамъ; въ другихъ случаяхъ, напр., у Thesium alpinum, у Euphrasia stricta разница въ осмотическомъ давленіи не превышала 4—6 атмосферъ;

у Orobanche, паразитировавшей на Galium и у Pedicularis silvatica на Carex flava разница въ величинѣ осмотическаго давленія у паразитовъ и хозяевъ не превышала 1—2 атмосферъ, но все же во всѣхъ случаяхъ безъ исключенія и у Mac Dougal'a и у Cannon'a въ Америкѣ и у Senn'a съ Hagler'омъ осмотическое давленіе сока у паразитовъ было выше, чѣмъ у хозяевъ. Эти факты позволили Mac Dougal'у установить общую закономѣрность въ явленіяхъ паразитизма, по которой для возникновенія паразитическихъ отношеній непремѣннымъ условіемъ является болѣе высокое осмотическое давленіе клѣточнаго сока у паразита по сравненію съ растеніемъ-хозяиномъ. Закономѣрность эта физіологически весьма понятна; такъ какъ для извлеченія питательныхъ веществъ изъ клѣтокъ хозяина паразитъ, если онъ не убиваетъ клѣтокъ хозяина, долженъ имѣть соотвѣтственно повышенное осмотическое давленіе клѣточнаго сока.

Отсюда какъ бы логически вытекаетъ выводъ, что чѣмъ выше осмотическое давленіе у отдѣльныхъ сортовъ растеній по сравненію съ другими при однихъ и тѣхъ же условіяхъ, тѣмъ устойчивѣе должны быть такія формы къ паразитическимъ грибамъ; отсюда связь явленій иммунитета растеній съ величиной осмотическаго давленія клѣточнаго сока. Прямыхъ данныхъ въ доказательство этого положенія Senn и Mac Dougal не приводятъ. Намъ извѣстно только одно изслѣдованіе въ этомъ направленіи, сдѣланное Laurent. Опредѣливъ кріоскопическимъ методомъ концентрацію выжимокъ изъ листьевъ и ягодъ винограда въ разные моменты роста, онъ нашелъ, что устойчивость къ Perenospora viticola возрастала съ повышеніемъ концентраціи клѣточнаго сока. У сортовъ картофеля, различавшихся по устойчивости къ Phytophtora infestans, Laurent также нашелъ въ общемъ параллелизмъ величины осмотическаго давленія сока клубней со степенью устойчивости ихъ къ картофельной болѣзни. Такъ, напр., у устойчиваго сорта Professeur Merker точка замерзанія была—0,77, у Ранней Розы, воспріимчивой къ заболѣваніямъ—0,49 (113).

Гистологическія изслѣдованія процессовъ инфекціи устойчивыхъ и поражаемыхъ сортовъ однако такъ же какъ и по отношенію къ хемотропической теоріи, показываютъ, что причины иммунитета надо искать глубже, чѣмъ въ различіяхъ сортовъ по величинѣ осмотическаго давленія клѣточнаго сока, такъ какъ гифы грибовъ одинаково проникаютъ и въ клѣтки иммунныхъ и въ клѣтки воспріимчивыхъ растеній. Весьма вѣроятно, съ физіологической точки зрѣнія, что та или другая величина осмотическаго давленія клѣточнаго сока растеній и гифъ гриба имѣетъ нѣкоторое значеніе въ установленіи паразитическихъ отношеній. Но вопросъ о причинахъ иммунитета очевидно гораздо сложнѣе взаимоотношеній клѣтокъ съ высокимъ и низкимъ осмотическимъ давленіемъ. Совершенно недоказаннымъ остается предположеніе, что устойчивые физіологически сорта всегда непремѣнно должны имѣть болѣе высокое осмотическое давленіе по сравненію съ воспріимчивыми сортами.

Въ 1917 и 1918 гг. въ нашей лабораторіи въ Саратовѣ были произведены плазмолитическимъ методомъ опредѣленія величины осмотическаго давленія въ эпидермисѣ листьевъ ряда воспріимчивыхъ и иммун-

ныхъ къ мучнистой р осѣ сортовъ пшеницы, а также у ржи и ячменя, устойчивыхъ къ пшеничной мучнистой росѣ. Мучнистая роса злаковъ, какъ извѣстно, является типичнымъ эктодермическимъ паразитомъ, развивающимся только въ клѣткахъ эпидермиса, и поэтому опредѣленіе осмотическаго давленія въ этихъ клѣткахъ представлялось весьма интереснымъ для провѣрки вышеупомянутыхъ взглядовъ. Растенія выращивались въ горшкахъ съ почвой въ одинаковыхъ условіяхъ поливки и освѣщенія и осмотическое давленіе опредѣлялось у листьевъ одного и того же яруса и возраста, на одной высотѣ отъ основанія листа приблизительно въ стадіи 3-го листа [1]). Въ слѣдующей таблицѣ сведены данныя по этимъ опредѣленіямъ.

Таб. I. Осмотическое давленіе клѣточнаго сока иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ злаковъ.

Tab. I. The osmotic pressure of the cell sap of susceptible and immune varieties of cereals.

№№ сортовъ. — №№ of varieties *).	Ботаническая разновидность. — The name of botanical variety.		Степень поражаемости Erysiphe graminis DC. — Degree of susceptibility to Erysiphe graminis DC. **)	Величина осмотическаго давленія клѣточнаго сока по отношенію къ нормальному раствору $NaNO_3$. — The osmotic pressure of the cell sap in relation to the normal solution of $NaNO_3$.
2598	T. vulgare var. lutescens Al.	оз.	4	0 32
2425	„ „ „ ferrugineum Al.	оз.	4	0 32
2458	„ „ „ „	оз.	4	0 42
3151	„ „ „ „	оз.	4	0 37
2411	„ „ „ „	оз.	4	0,42
2432	„ „ „ „	оз.	4	0,37
2898	„ „ „ „	оз.	4	0,42
2453	„ „ „ „	оз.	4	0,37
2405	„ „ „ „	оз.	4	0,37
17	„ „ „ „	яр.	4	0 37
2951	„ „ „ „	оз.	4	0 42
173	„ „ „ fuliginosum Al.	яр.	0	0.37
2418	„ „ „ ferrugineum Al.	оз.	4	0,37
2671	„ „ „ a borubrum Kcke	оз.	4	0 37
2599	„ „ „ er th ospermum Kcke	оз.	4	0,42
2465	„ „ „ lutescens Al.—square-head	оз.	4	0 32
2619	„ compactum var. rubrum Kcke.	оз.	4	0,27
2841	„ dicoccum var. picnurum Al.	яр.	1	0,37
81	„ monococcum var. flavescens Kcke	яр.	2	0,42
—	Озимая рожь—Secale cere le.	оз.	0	0,42
—	Озимый ячмень —Hordeum vulgare elongatum Reg.	оз.	0	0,22—0,37
2638	T. Spelta var. Alefeldi Kcke.	оз.	3	0,37

[1]) Опредѣленія были сдѣланы Е. Н. Барулиной. Многими полезными указаніями по методикѣ опредѣленія осмотическаго давленія плазмолитическимъ путемъ мы обязаны проф. В. Р. Заленскому.

*) NN° соотвѣтствуютъ коллекціи Московской Селекціонной станціи.

**) Отмѣтки приведены по 4-хъ балльной шкалѣ: 4—сильно поражаемый сортъ, 3—средне, 2—слабо, 1—очень слабо, 0—совершенно иммунный сортъ.

Кромѣ того осмотическое давленіе было опредѣлено у иммунной «Персидской пшеницы»—T. vulgare var. fuliginisum № 173 и у обыкновенной воспріимчивой «Полтавки»—T. vulgare var. lutescens Al. въ болѣе позднемъ возрастѣ передъ созрѣваніемъ, у листьевъ, взятыхъ съ поля въ одинаковыхъ условіяхъ. У Персидской пшеницы оно оказалось=0,67, у Полтавки=0,70.

Данныя этихъ измѣреній ясно показываютъ, что иммунитетъ къ мучнистой росѣ не зависитъ отъ величины осмотическаго давленія клѣточнаго сока изслѣдованныхъ растеній. Совершенно устойчивый къ мучнистой росѣ сортъ «Персидской пшеницы» имѣлъ осмотическое давленіе ниже, чѣмъ самые воспріимчивые сорта. Совершенно иммунные къ этой мучнистой росѣ сорта ржи и ячменя также имѣли осмотическое давленіе, мало отличающееся отъ поражаемыхъ сортовъ пшеницы. Рядъ сортовъ весьма воспріимчивыхъ къ этому заболѣванію имѣлъ сравнительно высокое осмотическое давленіе.

Въ данныхъ самаго Laurent'a для сортовъ картофеля (113), цитированныхъ выше, имѣются исключенія, опровергающія его выводы; такъ устойчивый Magnum Bonum имѣлъ довольно низкое осмотическое давленіе (точка замерзанія—0,47). Императоръ Рихтера и Синій Великанъ имѣли также низкое осмотическое давленіе.

Въ опытахъ Mac Dougal'a и Cannon'a съ зелеными паразитами также встрѣчаются факты, противорѣчащіе выводамъ. Такъ родъ Cissus съ осмотическимъ давленіемъ въ 11,34 атмосферы легко дѣлался паразитомъ кактуса Opuntia blakeana съ осмотическимъ давленіемъ въ 8,88 атмосферъ; съ большимъ трудомъ его можно было заставить паразитировать на Echinocactus, съ давленіемъ 5,72 атмосферы и совершенно не удалось заставить развиваться на кактусѣ Carnegia съ давленіемъ въ 6,78 атмосферъ. Самъ Mac Dougal принужденъ отмѣтить, по поводу этихъ результатовъ, что «и другія условія (помимо количественной разницы въ величинѣ осмотическаго давленія паразита и хозяина) приходится принимать въ соображеніе» (120, стр. 54—55).

Такимъ образомъ, не отрицая нѣкоторую роль осмотическаго давленія клѣточнаго сока въ явленіяхъ паразитизма, за что говорятъ данныя Mac Dougal'a Cannon'a, Senn'a и Hagler'a намъ представляется совершенно необоснованнымъ мнѣніе, что сортовыя различія въ степени воспріимчивости къ паразитическимъ грибамъ зависятъ отъ различій въ величинѣ осмотическаго давленія клѣточнаго сока растеній.

Опыты Rivera.

Rivera (154, 155) придаетъ большое значеніе въ проявленіи иммунитета растеніями тургора клѣтокъ. Поставивъ рядъ опытовъ съ зараженіемъ двухъ воспріимчивыхъ сортовъ пшеницы мучнистой росой—Erysiphe graminis и молодыхъ растеньицъ дуба Oidium, онъ нашелъ, что зараженіе удается легко и растенія заражаются сильно въ тѣхъ случаяхъ, когда тургоръ клѣтокъ растеній пониженъ, напр., въ результатѣ рѣдкой поливки растеній или при повышеніи температуры и усиленной транспираціи. Наоборотъ, если растенія поливались обильно и часто и тургоръ

клѣтокъ былъ высокимъ, зараженіе не удавалось. Былъ поставленъ рядъ опытовъ съ зараженіемъ пшеницы въ различныхъ условіяхъ и въ общемъ всѣ опыты Rivera показали, что чѣмъ ниже былъ тургоръ клѣтокъ растеній, тѣмъ сильнѣе растенія были предрасположены къ пораженію мучнистой росой, откуда Rivera заключаетъ, что степень тургора является факторомъ опредѣляющимъ степень устойчивости растеній къ заболѣванію. При потерѣ тургора механическое противодѣйствіе, оказываемое грибнымъ ростковымъ трубкамъ клѣточными оболочками, ослабляется и тѣмъ самымъ, по мнѣнію Rivera, способствуетъ ихъ проникновенію независимо отъ химическаго состава содержимаго. Органическія кислоты и дубильныя вещества въ клѣточномъ сокѣ, обладающія высокимъ осмотическимъ давленіемъ при достаточной влажности, повышаютъ тургоръ клѣтокъ и тѣмъ самымъ усиливаютъ устойчивость растеній.

Факты, установленные Rivera, интересны для физіологіи мучнистой росы, но совершенно не рѣшаютъ вопроса о природѣ иммунитета растеній къ грибнымъ заболѣваніямъ. Намъ приходилось ставить много опытовъ съ зараженіемъ пшеницы мучнистой росой въ различныхъ условіяхъ влажности и наши наблюденія отчасти совпадаютъ съ данными Rivera. При 30% влажности отъ полной влагаемкости почвы сосуды съ воспріимчивой пшеницей по нашимъ наблюденіямъ заражались скорѣе и сильнѣе, чѣмъ та же пшеница въ сосудахъ при 60 и 90% влаги отъ полной влагаемкости. Но эти опыты, какъ и опыты Rivera, не имѣютъ никакого отношенія къ выясненію природы иммунитета растеній. Rivera ставилъ свои опыты съ двумя воспріимчивыми сортами пшеницы: Hoэ и Gentil rosso. Если бы онъ ввелъ въ свои опыты совершенно устойчивые сорта, какъ это приходилось дѣлать намъ, онъ несомнѣнно убѣдился бы, что и пониженіе тургора не сдѣлаетъ такую пшеницу, какъ Персидскую или устойчивые эммеры воспріимчивыми къ мучнистой росѣ. При одинаковомъ тургорѣ и прочихъ равныхъ условіяхъ—одинъ сортъ остается устойчивымъ, другой поражаемымъ. Біологическая раса мучнистой росы съ пшеницы не переходитъ на другіе злаки, хотя бы тургоръ ихъ былъ совершенно тотъ же или ниже, чѣмъ у пшеницы. Степень тургора можетъ быть и играетъ нѣкоторую роль при зараженіи воспріимчивыхъ растеній, но къ проявленію сортовыхъ различій по иммунитету къ грибнымъ заболѣваніямъ явленіе тургора никакого отношенія не имѣетъ.

Теорія Comes'a.

Къ хемотропической теоріи иммунитета примыкаютъ взгляды итальянскаго изслѣдователя Orazio Comes'a и его школы, впервые развитые Комесомъ въ 1909 году [1]) и подробно изложенные въ недавно вышедшей книгѣ Comes'a «La profilassi nella patologia vegetale» 1916 г.

Ученіе Комеса сводится къ слѣдующимъ положеніямъ. Основнымъ факторомъ, опредѣляющимъ иммунитетъ растеній къ заболѣваніямъ.

[1]) Comes P. Del fagiolo comune (Phaseolus vulgaris), storia, filogenesi, qualità e sospettata tossicità. Napoli 1909.

какъ грибнымъ и бактеріальнымъ, такъ и къ физіологическимъ (напр., хлорозъ) и даже къ пораженію насѣкомыми—является, по мнѣнію Комеса, количество органическихъ кислотъ и отчасти количество дубильныхъ веществъ и антоціана въ клѣточномъ соку растеній. Чѣмъ больше кислоты содержитъ растеніе въ своемъ соку, чѣмъ больше въ немъ таннина, тѣмъ устойчивѣе является данный сортъ къ заболѣваніямъ; и наоборотъ, чѣмъ больше въ растеніи сахаристыхъ веществъ въ клѣткахъ растенія и соотвѣтственно меньше кислотъ и дубильныхъ веществъ, тѣмъ выше воспріимчивость растенія къ паразитамъ. Накопленіе сахара въ клѣткахъ растенія, по Комесу, дѣлаетъ его болѣе подверженнымъ пораженію, какъ грибными и бактеріальными, такъ и животными паразитами. Если сравнить, говоритъ Комесъ, дикія и культурныя растенія, принадлежащія къ однимъ и тѣмъ же видамъ, то можно замѣтить что органы дикихъ растеній отличаются отъ соотвѣтствующихъ органовъ культурныхъ растеній бо́льшей плотностью тканей, болѣе мелкими клѣтками, а главное бо́льшимъ содержаніемъ органическихъ кислотъ и таннина; клѣтки культурныхъ растеній въ общемъ болѣе паренхиматозны, болѣе тонкостѣнны и химически отличаются отъ соотвѣтствующихъ дикихъ растеній большимъ содержаніемъ сахаристыхъ веществъ (иногда крахмала) и большей водянистостью. Отборъ и «облагораживаніе» (ingentilimento) растеній, а также интенсивная культура, связанная съ внесеніемъ удобренія и ирригаціей, измѣнили дикія растенія не только внѣшне, но, что въ особенности важно съ точки зрѣнія Комеса, замѣнили въ нихъ органическія кислоты и таннинъ въ большой мѣрѣ сахаристыми и крахмалистыми веществами. Уменьшеніе же количества органическихъ кислотъ въ культурныхъ сортахъ повлекло за собою большую воспріимчивость этихъ растеній къ заболѣваніямъ; что и подтверждается, по мнѣнію Комеса, большей склонностью культурныхъ сортовъ къ заболѣваніямъ по сравненію съ соотвѣтствующими дикими растеніями. Большое значеніе въ дѣлѣ раскисленія клѣточнаго сока у культурныхъ растеній Комесъ приписываетъ ферментамъ-оксидазамъ, ссылаясь на изслѣдованія Degli Atti, показавшаго, что уменьшеніе кислотъ въ тканяхъ различныхъ органовъ въ сортахъ винограда, лимоновъ и другихъ растеній идетъ параллельно увеличенію содержанія оксидазъ въ этихъ тканяхъ и что плоды и другіе органы сортовъ, содержащіе большое количество сахара, соотвѣтственно содержатъ и большія количества оксидазъ. Комесъ, какъ и Degli Atti склоненъ объяснять весь процессъ «облагораживанія» (ingentilimento) растеній усиленіемъ въ такихъ «облагороженныхъ» растеніяхъ дѣятельности оксидазъ (2). Количество кислотъ въ растеніи, по мнѣнію Комеса, варьируетъ не только въ зависимости отъ сорта, но въ большей мѣрѣ опредѣляется возрастомъ растеній и условіями культуры, климатомъ, почвою, удобреніемъ. Азотистыя удобренія понижаютъ кислотность растеній, фосфорнокислыя, наоборотъ, повышаютъ ее; отсюда, по мнѣнію Комеса, и иммунитетъ растеній подверженъ измѣненіямъ въ зависимости

не только отъ сорта, но и отъ условій культуры (на разборѣ послѣдняго положенія мы остановимся въ слѣдующей главѣ).

Основныя положенія своей теоріи иммунитета растеній Комесъ формулируетъ слѣдующимъ образомъ:

«А. (III) Постепенное облагораживаніе растеній въ теченіе вѣковъ по мѣрѣ ихъ культуры изъ дикихъ растеній, какими они были раньше, сдѣлало ихъ болѣе полезными человѣку, но въ то же время и болѣе подверженными пораженію соотвѣтствующими паразитами. Примѣненіе азотистаго удобренія, обусловивъ вмѣстѣ съ облагораживаніемъ органовъ ихъ водянистость, способствовало увеличенію въ нихъ содержанія сахара и крахмала, а отсюда ихъ воспріимчивости къ паразитамъ.

Б. (IV) Устойчивость растеній къ вредителямъ обусловливается больше отрицательнымъ хемотропическимъ дѣйствіемъ ихъ соковъ, чѣмъ плотностью ихъ тканей: но большая плотность структуры органовъ является выразителемъ защитной энергіи ихъ соковъ.

В. (V) Оружіемъ защиты растеній противъ нападеній паразитовъ являются органическія кислоты. Наиболѣе дѣйствительной противъ животныхъ паразитовъ—яблочная кислота, противъ растительныхъ паразитовъ—таннииновая кислота. Устойчивость и воспріимчивость какого-либо органа къ паразитамъ зависитъ главнымъ образомъ отъ соотношенія между количествомъ органическихъ кислотъ и питательными веществами, состоящими изъ сахара и крахмала, необходимыми паразитамъ; отсюда какъ только увеличивается или уменьшается количество кислоты по отношенію къ питательнымъ веществамъ, соотвѣтственно этому увеличивается или уменьшается устойчивость даннаго органа по отношенію къ паразитамъ» (стр. 166—167) [1]).

Въ доказательство своего основного положенія, что физіологическій иммунитетъ растеній связанъ главнымъ образомъ съ количествомъ кислоты въ клѣточномъ соку, Комесъ приводитъ рядъ анализовъ устойчивыхъ и неустойчивыхъ сортовъ, нѣкоторыя наблюденія надъ развитіемъ грибовъ и теоретическія соображенія.

Прежде всего, по мнѣнію Комеса, доказательствомъ защитнаго

---

[1]) III. L'ingentilimento progressivo delle plante, conseguito a forsa di coltivazione secolare delle loro corrispondenti allo stato selvatico, le rende sempre piu utili all'uomo, ma in paritempo sempre piu ricercate dai rispettivi parassiti. La concimazione azotata poi, determinando con il progressivo ingentilimento degli organi una succulenza crescente, fa aumentare in questi il contenuto zuccherino ed ammidico, e quindi la loro ricettivita per i parassiti.

IV. La resistenza delle plante alle loro cause nemiche e dovuta piu alle qualita negativamente chemotropiche dei loro succhi, che alla maggiore compattezza dei loro tessuti; pero la maggiore densita strutturale degli organi e l'esponente della energia difensiva dei loro succhi.

V. Gli acidi organici costituiscono l'arma di defesa delle piante contro l'aggressione dei parassiti. Di detti acidi poi sembra che sia piu tossico il tannico per i parassiti vegetali, ed il malico per gli animali. Pero la resistenza e la ricettivita di un organo rispetto ai parassiti dipendono principalmente dal rapporto che corre tra la quantita di acidi organici e quella dell'alimento necessario per i parassiti, constituito da materiale zuccherino ed ammidico; onde che come aumenta o diminuisce la quantita del contenuto acido rispetto al contenuto alimentare, cosi aumenta e diminuisce la resistenza del relativo organo rispetto al parassiti (стр. 166—167).

дѣйствія кислотъ въ растеніи являются опыты Miyoshi, показавшіе, что даже незначительныя количества кислоты въ 0,01% раствора яблочной кислоты дѣйствуютъ отрицательно хемотропически на ростковыя трубки грибовъ (128). Въ особенности убѣдительными въ этомъ отношеніи Комесу представляются опыты Cook'a и Taubenhaus'a (34, 35) съ прорацціваніемъ споръ различныхъ грибовъ въ растворахъ разныхъ органическихъ кислотъ. Опыты эти авторами сводятся къ слѣдующимъ результатамъ:

1) Растворы органическихъ кислотъ дѣйствуютъ на паразитическіе грибы, какъ яды;

2) ядовитое дѣйствіе растительныхъ кислотъ проявляется по разному на различныхъ паразитическихъ грибахъ; наиболѣе ядовитой является дубильная кислота (таннинъ); слабѣе дѣйствуютъ яблочная, лимонная, винная и галловыя кислоты.

3) Дубильныя вещества (таннинъ) задерживаютъ прорастеніе споръ и могутъ даже убивать споры паразитическихъ грибовъ;

4) дубильныя веществэ замедляютъ развитіе мицелія и при высокой концентраціи (напр., въ 4%) совершенно убиваютъ его;

5) мицелій паразитическихъ настоящихъ грибовъ болѣе чувствителенъ къ ядовитому дѣйствію дубильныхъ веществъ по сравненію съ мицеліемъ сапрофитныхъ грибовъ.

Аналогичные опыты были поставлены Ferguson'омъ (50). Разсчитывая ускорить процессъ прорастанія споръ Agaricus campestris воздѣйствіемъ на нихъ минимальными дозами соляной кислоты, смѣшанной съ пепсиномъ, Ferguson нашелъ, что, наоборотъ, въ этомъ случаѣ прорастаніе споръ или совсѣмъ не происходило, или задерживалось. Слабые растворы гиппуровой и молочной кислотъ дѣйствовали также задерживающе на прорастаніе споръ, хотя все же часть споръ прорастала въ этой средѣ; въ яблочной кислотѣ никакихъ намековъ на прорастаніе не было замѣчено. Эти опыты Ferguson'a подтверждаются также наблюденіями въ практикѣ культуры Agaricus campestris—вообще не рекомендуется разводить этотъ грибъ на кисломъ субстратѣ [1]).

Отдѣльные виды грибовъ могутъ относиться по разному къ кислотамъ и таннину. Такъ, напр., виды Endothia radicalis и E. gyrosa, по опытамъ Cook'a и Wilson'a, весьма чувствительны къ растворамъ таннина, Endothia missipiensis почти безразлична къ таннину и только не образуетъ пикнидіи въ культурахъ, содержащихъ таннинъ; у E. parasitica сильно задерживается въ растворахъ таннина прорастаніе споръ и сравнительно слабо задерживается ростъ мицелія (36).

Russel, Van Hall, E. Smith, Laurent и другіе изслѣдователи бактеріальныхъ болѣзней растеній установили, что для многихъ видовъ бактеріи, вызывающихъ заболѣванія растеній, кислоты какъ минеральныя, такъ и органическія, включая таннинъ, даже въ очень слабыхъ растворахъ

[1]) Duggar. The principles of Mushroom growing. U. S. Department of Agriculture Bull. № 85, 1905, стр. 30.

являются вредными (31, стр. 103—107, 2 и др.) и дѣйствуютъ отрицательно хемотропически; Laurent, погружалъ клубни различныхъ воспріимчивыхъ сортовъ картофеля въ растворы органическихъ кислотъ на нѣсколько часовъ и такіе клубни дѣлались мало чувствительными къ колибациллу. Наоборотъ, когда Лоранъ подвергалъ клубни вліянію щелочныхъ растворовъ, разновидность картофеля, обычно мало воспріимчивая, становилась весьма чувствительна къ этому микробу.

Слѣдующій рядъ доказательствъ правильности своей теоріи Комесъ видитъ въ химическихъ анализахъ устойчивыхъ и воспріимчивыхъ сортовъ разныхъ растеній, сдѣланныхъ частью по его иниціативѣ въ Италіи, частью цитируемыхъ имъ по литературнымъ даннымъ. Въ особенности много данныхъ приводится имъ для сортовъ винограда и лимонныхъ деревьевъ. Такъ Averna-Sacca опредѣлилъ титрованіемъ кислотность у 52 сортовъ винограда въ листьяхъ и нашелъ, что количество кислоты перечисленное на винную кислоту въ % къ сухому веществу листьевъ значительно выше у американскихъ сортовъ, устойчивыхъ къ оидіумъ и перонеспорѣ (также и къ филоксерѣ), чѣмъ у воспріимчивыхъ къ этимъ болѣзнямъ европейскихъ и гибридныхъ сортовъ виноградной лозы (4). Напр., у устойчивыхъ сортовъ:

	кислотность въ % къ сухому веществу.
Vitis rupestris selezionata	10.330
Vitis rupestris Palermo	8.490
Vitis riparia tomentosa	6.490
Vitis riparia glabra	6.225

у европейскихъ воспріимчивыхъ сортовъ кислотность въ % къ сухому веществу листьевъ:

Nero valente	(съ черными ягодами).			1.972
Nerello	»	»	»	1.602
Zuccarino	»	»	»	1.320
Perricone	»	»	»	0.650
Giusippedda	(съ бѣлыми ягодами).			0.910
Molacchina	»	»	»	0.578
Petrisi	»	»	»	0.525

То же было констатировано и въ выжимкахъ изъ ягодъ тѣхъ же сортовъ, напр.:

у Vitis rupestris	кислотность.	24,160
у Nero valente	»	10, 42
у Nerello	»	7, 42

Въ общемъ распредѣленіе 52 сортовъ винограда по кислотности, по даннымъ Averna-Sacca, совершенно совпадаетъ съ группировкой ихъ по иммунитету къ оидіумъ и къ переноспорѣ.

То же самое Averna-Sacca нашелъ и для 3-хъ сортовъ орѣшника Corylus Avellana; два сорта Nucidara и Napoletana, воспріимчивые къ Erysiphe coryli DC. и къ Phytophtus Avellanae Pag. содержали въ листьяхъ 4,28 и 5,30% кислоты по отношенію къ сухому веществу; устойчивый же сортъ Giannusa—8,90% (4, стр. 208—209).

Сорта свеклы, богатые сахаромъ, по наблюденіямъ Bendandi (31.

стр. 84), поражаются сильнѣе Cercospora, чѣмъ малосахаристые сорта свеклы. Сахарные сорта сорго, по наблюденіямъ Palmeri и Comes'a (31, стр. 84), болѣе подвержены пораженію Bacillus Sorghi, по сравненію съ кормовыми сортами этого растенія.

Scurti и Sica, по просьбѣ Комеса, изслѣдовали на кислотность нѣсколько сортовъ пшеницы, опредѣливъ въ нихъ какъ количество свободныхъ кислотъ, такъ и органическія кислоты, представленныя въ видѣ солей, и резюмируютъ свои заключенія слѣдующимъ образомъ: «Въ итогѣ результаты изслѣдованій за три года показываютъ ясно, что теорія кислотности хорошо объясняетъ факты и обладаетъ большой вѣроятностью (possiede un alto grado di probabilita), такъ какъ немало цифръ хорошо совпадаютъ съ воззрѣніемъ проф. Комеса» (poiche non poche delle cifre ben armonizzano con le veduto del Prof. Comes (167, стр. 55). Изслѣдованія Strampelli (32, стр. 467) показали, что устойчивый къ ржавчинѣ сортъ Rieti содержалъ больше кислоты въ сокѣ, чѣмъ другія расы пшеницы, воспріимчивыя къ ржавчинѣ, высѣянныя при одинаковыхъ условіяхъ.

Самую воспріимчивость мягкихъ пшеницъ, какъ группы, какъ вида Triticum vulgare, по сравненію съ твердыми пшеницами—T. durum, Комесъ склоненъ ставить въ связь съ бо́льшей крахмалистостью сѣмянъ перваго вида. Чѣмъ выше крахмалистость сѣмянъ, разсуждаетъ Комесъ, тѣмъ больше сахара должно быть въ листьяхъ, изъ котораго въ концѣ концовъ при созрѣваніи и образуются въ сѣменахъ отложенія крахмала. Листья твердыхъ пшеницъ, какъ полагаетъ Комесъ, должны содержать меньше сахаристыхъ веществъ и больше азотистыхъ органическихъ соединеній, при созрѣваніи переходящихъ въ сѣменахъ въ форму глютина. А такъ какъ сахара обладаютъ большимъ положительнымъ хемотропизмомъ, чѣмъ азотистыя органическія соединенія, отсюда, по Комесу, ясной становится и большая воспріимчивость къ ржавчинамъ мягкихъ пшеницъ по сравненію съ твердыми (31, стр. 82). Petri (31, стр. 106—108) нашелъ, что сортъ оливы Cellino, устойчивый къ грибу Stictis Panizzei отличался отъ воспріимчиваго сорта Ogliarolp высокой кислотностью клѣточнаго сока листьевъ.

Третій рядъ доказательствъ въ защиту своей теоріи, Комесъ видитъ въ томъ, что растенія поражаются главнымъ образомъ въ зрѣломъ видѣ, въ то время, когда клѣточный сокъ становится богатымъ сахаристыми веществами; въ молодомъ состояніи, въ періодъ роста, когда клѣтки содержатъ много органическихъ кислотъ, органы растеній обладаютъ иммунитетомъ, который, по мнѣнію Комеса, исчезаетъ съ возрастомъ. Такъ напр., данныя Splendore (31, стр. 90) для табачныхъ растеній сорта Kentucky (Nicotiana tabacum) показываютъ, что въ то время какъ въ верхушечныхъ листьяхъ, т.-е. самыхъ молодыхъ, содержаніе свободныхъ кислотъ выражалось 13,12 единицами, для среднихъ листьевъ—11,22 единицами, у нижнихъ, т.-е. самыхъ старыхъ, листьевъ количество свободныхъ кислотъ не превышало 9,20 единицъ. Renkin (31, стр. 90) нашелъ.

напр., что въ то время какъ двухъ и трехлѣтніе побѣги каштана (Castanea vulgaris) могутъ быть заражены Endothia parasitica въ теченіе всего вегетаціоннаго періода, однолѣтніе побѣги могутъ быть заражены этимъ грибомъ только въ концѣ вегетаціоннаго періода перваго года. Комесъ опредѣленно объясняетъ иммунитетъ побѣговъ весною перваго года большимъ содержаніемъ кислотъ въ клѣточномъ соку молодыхъ побѣговъ. Для виноградной лозы имѣются наблюденія (Capus'a и другихъ), что растенія, устойчивыя нѣкоторое время къ Perenospora къ осени теряютъ иммунитетъ и поражаются этимъ грибомъ; по мнѣнію Комеса, этотъ фактъ весьма просто объясняется увеличеніемъ количества сахара и уменьшеніемъ кислотности въ листьяхъ и ягодахъ винограда къ моменту созрѣванія (31, стр. 99). Maffei установилъ, что Diospyros Kaki въ Павіи поражается Gleosporium Kaki только въ декабрѣ, т.-е. когда плоды его созрѣваютъ и теряютъ большую часть дубильныхъ веществъ (31, стр. 127).

Значеніе антоціановыхъ пигментовъ въ клѣточномъ соку, какъ фактора устойчивости, по мнѣнію Комеса, доказывается рядомъ случаевъ, когда сорта растеній съ ясно выраженной антоціановой окраской замѣтно выдѣлялись устойчивостью къ заболѣваніямъ отъ близкихъ къ нимъ сортовъ безъ такого пигмента. Такъ, по наблюденіямъ Brick'a (31, стр. 129) виды Ribes съ окрашенными ягодами меньше поражаются Cronartium ribicola, чѣмъ виды съ бѣлыми ягодами. Сорта яблокъ съ красными плодами, по наблюденіямъ Voges (31, стр. 130), болѣе устойчивы къ Fusicladium, чѣмъ сорта съ желтыми или зелеными плодами. Сорта свеклы съ краснымъ или фіолетовымъ мясомъ меньше поражаются листовой пятнистостью (Cercospora beticola) по сравненію съ сортами съ бѣлымъ мясомъ (Duggar: 31, стр. 130); сорта моркови съ корнями, отличающимися красно-фіолетовымъ мясомъ, менѣе подвержены заболѣваніямъ, чѣмъ сорта съ желтымъ мясомъ (ibid, стр. 130). Многіе изслѣдователи отмѣчаютъ большую устойчивость къ оидіумъ, переноспорѣ и антракнозу сортовъ винограда съ черными ягодами по сравненю съ бѣло-ягодными сортами (Sannino, Averna-Sacca, Passeriani, Bottini и др., стр. 131—135).

Защитную роль антоціана Комесъ склоненъ видѣть въ химической близости этой группы пигментовъ къ таннину.

Наконецъ послѣднимъ существеннымъ доводомъ, говорящимъ, по мнѣнію Комеса, въ пользу «кислотной» теоріи иммунитета, является тотъ фактъ, что тѣ же самыя внѣшнія условія, которыя способствуютъ накопленію въ клѣточномъ сокѣ растеній сахаровъ и пониженію кислотности, по литературнымъ даннымъ, вызваютъ повышеніе воспріимчивости растеній къ заболѣваніямъ, какъ азотистое удобреніе, известковыя почвы, теплый климатъ, и обратно, холодный климатъ, фосфорно-кислыя удобренія, повышающія кислотность клѣточнаго сока и понижающія содержаніе сахара и крахмала въ растеніяхъ, способствуютъ созданію иммунитета растеній.

Воззрѣнія Комеса нашли многихъ сторонниковъ среди итальянскихъ изслѣдователей. Упомянемъ изъ нихъ Averna-Sacca, Degli Atti, Lo Priore, Scurti, Sica. Въ Германіи послѣдователемъ Комеса является Kirchner. Въ подтвержденіе теоріи Комеса Кирхнеръ приводитъ въ своей недавней работѣ (1916, 92, стр. 105—108) данныя химическихъ анализовъ вегетативныхъ органовъ воспріимчивыхъ и поражаемыхъ сортовъ пшеницы. Такъ, напр., устойчивый къ желтой ржавчинѣ сортъ Hochenheimer №=77 имѣлъ 0,67% кислоты и 5,97% сахара по отношенію къ сухому веществу; воспріимчивый сортъ Michigan Bronze имѣлъ 0,55% кислоты и 6,03% сахара.

Критика теоріи Comes'a.

«Кислотная» теорія Комеса является одной изъ наиболѣе разработанныхъ теорій растительнаго иммунитета, и книга Комеса, посвященная этому вопросу, изобилуетъ фактами, собранными среди обширной фитопатологической литературы въ подтвержденіе взглядовъ ея автора. Несомнѣнно, теорія Комеса имѣетъ нѣкоторую почву и можетъ быть приложима къ ряду случаевъ физіологическаго иммунитета растеній, о чемъ въ особенности, убѣдительно говорятъ изслѣдованія надъ многочисленными сортами винограда, которыя и послужили поводомъ къ созданію этой теоріи иммунитета. Въ заслугу Комесу приходится поставить и то, что теорія его является прежде всего рабочей теоріей и уже вызвала цѣлый рядъ химическихъ изслѣдованій устойчивыхъ и воспріимчивыхъ сортовъ растеній и будетъ способствовать химическому и физіологическому изученію сортовъ культурныхъ растеній. При углубленіи же изслѣдованій химизма устойчивыхъ и воспріимчивыхъ сортовъ мы безъ сомнѣнія приблизимся къ настоящему пониманію природы физіологическаго иммунитета растеній.

Но въ томъ упрощенномъ видѣ, въ какомъ эта теорія изложена ея авторомъ, она слишкомъ схематична и, если и приложима, то только къ весьма ограниченному кругу проявленій физіологическаго иммунитета сортами. Практическія положенія, вытекающія изъ этой теоріи, относительно профилактическихъ мѣръ воздѣйствія на среду въ цѣляхъ повышенія иммунитета, подробно разработанныя Комесомъ, въ связи съ его представленіями объ измѣняемости реакцій клѣтокъ растеній подъ вліяніемъ тѣхъ или другихъ удобреній и той или иной среды, и далеко не безспорныя, мы разберемъ дальше, здѣсь же укажемъ тѣ соображенія, которыя заставляютъ ограничить кругъ явленій физіологическаго иммунитета, къ которому приложимо объясненіе, предлагаемое Комесомъ.

Прежде всего, надо имѣть въ виду, что и растенія съ очень большимъ содержаніемъ органическихъ кислотъ въ клѣточномъ сокѣ могутъ сильно поражаться паразитическими грибами, напр., разные виды щавеля, въ которыхъ содержаніе щавелевой кислоты доходитъ до 1,1% отъ вѣса растенія въ свѣжемъ состояніи (H. Euler, I, стр. 17), кислицы, (отъ 1,1%) (Tunmann, стр. 137) ревеня, (въ которомъ содержаніе кислаго яблочнокислаго калія доходитъ до 3,5% (Euler I, стр. 18), а щавелевой кислоты до 7,3% (Tunmann, стр. 137), барбариса, шпината, Geranium acetosum L.

и др. растеній. Кто изъ ботаниковъ, собиравшихъ паразитическіе грибы, не видалъ растеній щавеля (Rumex), содержащихъ большое количество кислыхъ щавелево-кислыхъ солей въ листьяхъ, сплошь пораженныхъ ржавчиной Uromyces rumicis или Ramularia или молочая (Euphorbia), у котораго содержаніе кислаго яблочнокислаго кальція въ млечномъ соку доходитъ до 24% (Tunmann, стр. 144), сплошь пораженнаго Uromyces

Рис. 1. Puccinia sp. nov. на ягодахъ и листьяхъ барбариса (Berberis heteropoda Schrenk). Найдена въ большомъ количествѣ въ С. Персіи, въ горахъ около Мешеда, въ августѣ 1916 г.
Puccinia sp. nov. on the fruits and leaves of Berberis heteropoda Schrenk. Found by the author in N. Persia near Meshed in August 1916.

pisi, или растеній Latuca sativa, листья которагобогаты янтарной кислотой, тѣмъ не менѣе сильно пораженныхъ Bremia lactucae Reg. Въ С. Персіи нами найдена въ большомъ количествѣ новая форма ржавчины—Puccinia sp. nov., по внѣшнему виду напоминающая рёстелій Gymnosporangium, развивающаяся главнымъ образомъ на ягодахъ барбариса (см. фотографію). Какъ извѣстно же изъ изслѣдованій Lenssen'a, ягоды барбариса содержатъ большія количества (до 7%) свободной яблочной кислоты (Czapek. Biochemie der Pflanzen, II. стр. 452). Извѣстны случаи, когда и обыкновенная линейная ржавчина—Puccinia graminis Pers. развивала эціціи на зеленыхъ, т.-е. очень кислыхъ ягодахъ барбариса. Подобныхъ примѣровъ

можно бы было привести огромное число, стоитъ только просмотрѣть списки паразитическихъ грибовъ, найденныхъ на «кислыхъ» растеніяхъ; и несомнѣнно, что во многихъ случаяхъ и на «кислыхъ» растеніяхъ паразитическіе грибы развиваются въ большомъ количествѣ, откуда явствуетъ, что положеніе Комеса не пріемлемо въ общей формѣ.

Даже среди винограда, т.-е. группы растеній, казалось бы наиболѣе опредѣленно подтверждающей воззрѣнія Комеса, извѣстны случаи несоотвѣтствующіе «кислотной» теоріи иммунитета; такъ Sannino (117, стр. 269) нашелъ, напр., что сортъ Raboso di Piave, характеризующійся большимъ содержаніемъ кислотъ, тѣмъ не менѣе сильно поражается переноспорой. Jones, Giddins и Lutman (88, стр. 82—83) изслѣдовали на кислотность (титрованіемъ) выжимки сока изъ листьевъ 4-хъ сортовъ картофеля и нашли, что самый устойчивый сортъ къ Phytophtora infestans—Irene имѣлъ кислотность=10,6 (по Фуллеровской шкалѣ); два сорта средней устойчивости имѣли кислотность=8 и 14, 8. Т.-е. въ этомъ случаѣ не было обнаружено никакой связи кислотности тканей со степенью устойчивости растенія къ заболѣванію. И можно быть увѣреннымъ въ томъ, что дальнѣйшія изслѣдованія химическаго состава клѣточнаго сока различныхъ иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ растеній обнаружатъ немало исключеній отъ общей схемы, предлагаемой Комесомъ.

Въ 1917 году въ лабораторіи Московской Селекціонной Станціи Н.Е. Прокопенко по нашей просьбѣ изслѣдовала на содержаніе кислотъ (методомъ титрованія) листья большого числа воспріимчивыхъ и иммунныхъ сортовъ овса, пшеницы и розъ, отношеніе которыхъ къ грибнымъ заболѣваніямъ было установлено наблюденіями и опытами въ предшествовавшіе годы. У сортовъ овса и пшеницы были изслѣдованы также сѣмена. Для анализа брались листья приблизительно одного и того же возраста (верхніе яруса) съ растеній, росшихъ въ однихъ и тѣхъ же условіяхъ: для овса и пшеницы въ тотъ періодъ (въ началѣ іюля по с. с.), когда обыкновенно начинается зараженіе ихъ листовыми формами ржавчины (стадія уредо); мучнистая роса—Erysiphe graminis можетъ заражать злаки въ теченіе всего вегетаціоннаго періода отъ всходовъ до созрѣванія, и слѣдовательно, для изслѣдованія сортовъ, различающихся по устойчивости къ этому грибу, можно брать листья въ любое время и такимъ образомъ листья, взятые для сравнительнаго изученія состава устойчивыхъ и воспріимчивыхъ къ ржавчинамъ сортовъ, пригодны также и для заключеній по отношенію къ иммунитету къ мучнистой росѣ. Для розъ листья брались въ началѣ развитія мучнистой росы—Sphaerotheca pannosa и ржавчины—Phragmidium subcorticium (стадіи уредо): развитіе того и другого гриба обычно происходитъ одновременно. Листья немедленно послѣ взятія высушивались въ сушильномъ шкафу при 40° С., тщательно растирались и порошекъ размѣшивался въ водѣ.

Въ слѣдующихъ таблицахъ сведены результаты этихъ анализовъ отдѣльно для сѣмянъ и листьевъ и въ отдѣльныхъ графахъ приведены характеристики изслѣдовавшихся сортовъ по поражаемости ихъ различными видами грибовъ.

Таб. 2. Опредѣленіе кислотности въ сѣменахъ иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ овса*).

Tab. 2. Determination of acidity in the seeds of immune and susceptible varieties of oats.

NN°= сортовъ. — NN°=of varieties.	Ботаническая разновидность: — Botanical name of variety:	Поражаемость Ustilago avenae **).	Поражаемость Puccinia coronifera.	Поражаемость Puccinia graminis.	Поражаемость Erysiphe graminis.	Кислотность сѣмянъ. Acidity of seeds. Въ кб. стм. 10/n. щелоч. Cb. ctm. of 10/n. alkal.	Въ грам. вин. кисл. Expres. in tartar. acid.	Въ % отъ воздушн. сух. вещ. % of dry subst.
A— 13	Avena brevis Roth.	0	2	4	2	1,41	0,021	0,42
A— 14	Avena strigosa Schreb.	0	2	4	1	1,44	0,022	0,53
A—4137	» » » — Pied de mouche.	0	3	4	—	1,00	0,015	0,30
A— 17	Avena byzantina C. Koch, from Algir.	0	2	4	—	1,72	0,026	0,50
A—4314	» » » from Palestine.	0	2	4	—	0,83	0,012	0,40
A—4124	Avena nuda var. inermis Kcke	4	4	4	4	1,03	0,015	0,34
A—4159	» » » biaristata As. & Gr.	2	3	4	—	1,15	0,017	0,34
A— 3	Avena fatua L.	4	4	4	4	1,92	0,013	0,26
A— 329	Avena orientalis var. obtusata Al.	4	4	4	4	1,35	0,020	0,40
A—4100	» » » flava Kcke.-Golden giant.	4	4	4	4	1,10	0,016	0,40
A— 317	Avena diffusa var. aristata Kr.-Australischer	4	4	4	4	1,10	0,016	0,40
A— 307	» » » brunnea Kcke-Houdan	4	3	2½	2½	1,00	0,015	0,30
A— 331	» » » mutica Al.-Бѣлякъ Свалефскій.	4	4	4	4	1,00	0,015	0,30
A—4020	» » » trisperma Schübl.-New Market.	4	4	4	4	1,23	0,018	0,36
A— 362	» » » montana Al.-Brauner.	4	4	3	3½	1,18	0,017	0,34
A—4161	» » » aurea Kcke.-Pfiffelbacher.	4	3	4	4	1,10	0,016	0,32

*) Для опредѣленія кислотности бралась навѣска въ 10 грам. размолотаго зерна (очищеннаго отъ цвѣтковыхъ чешуй), разбавлялась въ 10 кб. стм. воды и отстаивалась 1 часъ на холоду. Затѣмъ бралось 50 кб. стм. вытяжки и къ нимъ прибавлялось 5 капель фенолъ-фталеина.

**) Условно для упрощенія мы здѣсь обозначаемъ степень поражаемости головней 4-хъ бальной шкалой.

Таб. 3. Опредѣленіе кислотности въ сѣменахъ иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ яровой пшеницы.

Tab. 3. Determination of acidity in the seeds of immune and susceptible varieties of spring wheat.

Ботаническая разновидность: — Botanical name of variety.	Поражаемость Puccinia glumarum.	Поражаемость Puccinia triticina.	Поражаемость Erysiphe graminis.	Кислотность сѣмянъ. — Acidity of seeds.		
				Въ кб. стм. 10/n. щелоч. — Cb. ctm. of 10/n. alkal.	Въ грам. вин. кислоты. — Express. in tartar. acid.	Въ % отъ воздушн. сухого веществ. — % of dry substance.
Triticum monococcum var. flavescens Kcke.	0	0	2	2,30	0,034	0,68
T. dicoccum var. picnurum Al.	1	1	0	2,30	0,034	0,68
T. durum var. hordeiforme Host	2	2	2	1,90	0,028	0,56
T. durum var. valenciae Kcke. — Griechischer.	2	3	2	1,85	0,027	0,54
T. turgidum var. lusitanicum Kcke.	2	2	2	1,85	0,027	0,54
T. persicum (T. vulgare var. fuliginosum Al.)—«Persischer Weizen»	2	2	0	1,60	0,024	0,48
T. vulgare var. ferrugineum Al. N=127.	—	4	4	0,85	0,013	0,26
T. vulgare var. erythrospermum Kcke. N=2225.	3½	4	4	0,85	0,013	0,26
T. vulgare var. erythrospermum Kcke N=2386.	4	4	4	0,78	0,012	0,23

Таб. 4. Опредѣленіе кислотности въ листьяхъ иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ овса [1]).

Tab. 4. Determination of acidity in leaves of immune and susceptible varieties of oats.

NN° = сортовъ. — NN°=of varieties.	Названія сортовъ: The names of varieties:	Кислотность— acidity. Въ кб. стм. n/10 щелочи. Cb. ctm. of n/10 alk.	Въ граммахъ винной кисл. expressed in gr. of tartar. acid.	Въ % отъ вѣса возд. сух. вещ. In % of the dried substance.	Поражаемость Puccinia coronifera.	Поражаемость Erysyphe graminis.	Поражаемость Ustilago avenae.
	Avena diffusa Aschr. & Gr. var. mutica Al.						
A— 327	Шведскій селекціонный	0,95	0,014	5,6	4	4	4
A— 331	Бѣлякъ	1,12	0,016	6,4	4	4	4
A—4153	Clydesdale	0,76	0,011	4,4	4	4	4
A—4103	Изъ Семирѣченской области съ опушеннымъ нижнимъ листовымъ влагалищемъ	1,02	0,015	6,0	4	4	4
	var. aristata Kr.						
B— 319	Schottischer Hopetown	0,38	0,005	2,0	4	4	4
	var. trisperma Schübl.						
B— 323	Bestehorn's	0,70	0,010	4,0	4	4	4
A— 328	Abundance	0,79	0,011	4,4	4	4	4
A— 376	Milton	0,63	0,009	3,6	4	4	4
A—4008	Pfifelbacher	0,86	0, 12	4,8	4	4	4
A—4020	New Market	0,81	0,012	4,8	4	4	4
A—4056	Датскій	0,56	0,008	3,2	4	4	4
A—4138	Oderbrucher	0,66	0,009	3,6	3	4	4
	var. grisea Kcke.						
C— 311	Bri	0,71	0,010	4,0	4	4	4
C— 319	Schottischer Hopetown	0,54	0,007	2,8	4	4	4
	var. aurea Kcke.						
A— 318	Flandrischer	0,56	0,008	3,2	4	4	4
A— 361	Hopetown	0,76	0,011	4,4	4	4	4
A— 378	Изъ Ферганской обл.	0,74	0,010	4,0	4	4	4
A—4107	Изъ Семирѣченской обл.	0,58	0,008	3,2	4	4	4
A—4112	Безелера	1,02	0,015	6,0	4	4	4
A—4145	Georgien	0,45	0,006	2,4	4	4	4
A—4161	Pfifelbacher	0,71	0,010	4,0	3	4	4
A—4165	Podolischer	0,61	0,008	3,2	3	4	4

[1]) Для анализа брались листья двухъ верхнихъ ярусовъ, высушивались и измельчались въ порошекъ. Для изслѣдованія брались навѣска въ 1 граммъ (попутно бралась также навѣска для опредѣленія влажности). Высушенные листья обливались 100 кб. стм. воды и оставались 1 часъ на кипящей водяной банѣ. Затѣмъ вытяжка отфильтровывалась, объемъ доводился до 250 к. с. и для титрованія бралось 50 к. с. **Индикаторомъ служилъ фенолъ-фталеинъ (10 капель).**

NN°= сортовъ. — NN°=of varieties.	Названія сортовъ: — The names of varieties.	Кислотность—acidity.					
		Въ куб. стм. n/10 щелочи. Cb. ctm. of. n/10 alk.	Въ граммахъ винной кисл. expressed in gr. of. tartar. acid.	В % отъ вѣса возд. сух. вещ. In % of the dried substance.	Поражаемость Puccinia coronifera.	Поражаемость Erysiphe graminis.	Поражаемость Ustilago avenae.
	var. brunnea Kcke.						
E— 307	Houdan	0,61	0,008	3,2	3	4	4
D— 311	Bri	0,59	0,008	3,2	2	—	4
A—4137	Изъ Pied de mouche	0,55	0,008	3,2	4	4	4
C—4140	Joanette	0,38	0,005	2,0	4	4	4
C—4139	Rügenscher	0,63	0,009	3,6	3	—	4
C—4146	Providance	0,43	0,006	3,0	3	4	4
D—4157	Mortgage Lifter	0,46	0,006	3,0	3	4	4
A— 321	Houdan	0,71	0,010	4,0	3	4	4
A— 307	Houdan	0,56	0,008	3,2	3	3	4
	var. Krausei Kcke.						
C— 369	August	0,71	0,010	4,0	4	4	4
A—4142	Thüringer grosser	0,56	0,008	3,2	4	4	4
	var. montana Al.						
E— 311	Bri	0,64	0,009	3,6	4	4	4
A— 362	Brauner früher	0,32	0,004	1,6	4	4	4
	var. nigra Kr.						
C— 311	Bri	0,53	0,008	3,2	3	4	4
	Avena orientalis Schreb. var. obtusata Al.						
A—4127	Tatarischer	0,33	0,004	1,6	4	4	4
A—4065	Мѣстный Кіевской губ.	0,74	0,010	4,0	3	4	4
	var. tartarica Ard.						
A—4117	Webb	0,43	0,006	3,0	4	4	4
	var. pugnax Al.						
B—4162	Ungarischer	0,64	0,009	3,6	4	4	4
	var. cinerea Kcke.						
C— 372	Willkommen	0,60	0,008	3,2	4	4	4
A— 13	Avena brevis Roth	0,45	0,006	2,4	2	2	0
A— 14	Avena strigosa Schreb	0,51	0,006	2,8	2	2	0
A—4124	Avena nuda L. var. inermis Kcke	0,45	0,006	2,4	4	4	4
A— 26	Avena fatua L	0,50	0,007	2,8	3	4	4
A— 10	Avena Ludoviciana Dur	0,30	0,004	1,6	4	4	4
A— 17	Avena byzantina C. Koch	0,54	0,007	2,8	2	—	0
A—4314	Avena byzantina изъ Палестины	0,68	0,010	4,0	2	—	0
A— 270	Avena barbata Pott	0,46	0,006	2,4	1	—	0

Таб. 5. Опредѣленіе кислотности въ листьяхъ иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ пшеницы [1]).

Tab. 5. Determination of acidity in leaves of immune and susceptible varieties of wheat.

NN° = сортовъ. — NN° = of varities.	Ботаническая разновидность: — The botanical variety:	Кислотность въ высушенныхъ листьяхъ: — Acidity in dried leaves:			Поражаемость. — Susceptibility.		
		Въ куб. ст. n/10 щелочи. Cb. ctm. n/10 alk.	Въ граммѣ винной кислоты. Expres. in gr. of tartar. acid.	Въ % отъ воздушно-сухого вещества. Expres. in % of the dried substance.	Puccinia triticina.	Puccinia glumarum.	Erysiphe graminis.
	Triticum vulgare.						
A— 158	var. albidum Al.	0,43	0,006	2,40	4	3	4
A— 181	var. lutescens Al.	0,39	0,006	2,32	3	2	4
X— 5	var. graecum Kcke.	0,45	0,006	2,40	4	4	4
A—2852	var. erythrospermum Kcke.	0,40	0,006	2,38	4	2	3
A— 127	var. ferrugineum Al.	0,39	0,006	2,32	4	—	4
A— 173	var. fuliginosum Al.	0,44	0,006	2,40	2	2	0
	Triticum compactum.						
A—2840	var. creticum Mazz.	0,44	0,006	2,40	4	2	2
3195	var. icterinum Al.	0,45	0,006	2,40	4	4	4
C—3199	var. Fetissovi Kcke.	0,38	0,006	2,40	4	2	4
	Triticum Spelta.						
2201	var. Duhamelianum Mazz.	0,40	0,006	2,38	3	1	3
2851	var. Arduini Mazz.	0,42	0,006	2,40	3½	1	3
123	» » »	0,42	0,006	2,40	3	1	3
	Triticum durum.						
I—3096	var. Reichenbachii Kcke.	0,43	0,006	2,40	2	2	2
A—2804	var. hordeiforme Host.	0,38	0,006	2,26	2	2	2
C—3110	var. murciense Kcke.	0,41	0,006	2,40	2	2	2
K—3096	var. fastuosum Lag.	0,39	0,006	2,32	2	2	2
D— 69	var. melanopus Al.	0,39	0,006	2,32	2	2	2
A—2837	var. coerulescens Bayle.	0,45	0,006	2,40	2	2	2
	Triticum dicoccum.						
A— 81	var. farrum Bayle.	0,43	0,006	2,40	3	4	2
A— 131	» » »	0,40	0,006	2,40	1	1	0
A— 84	var. rufum Schübl.	0,45	0,006	2,40	1	1	1
A—2841	var. picnurum Al.	0,46	0,007	2,72	1	1	0
	Triticum monococcum.						
A— 138	var. flavescens Kcke.	0,45	0,006	2,40	0	0	2
A— 139	var. Horneimanni Clem.	0,50	0,007	2,80	0	0	1

[1]) Анализъ листьевъ пшеницы велся такимъ же образомъ, какъ и листьевъ овса.

Таб. 6. Опредѣленіе кислотности въ листьяхъ иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ розъ [1]).

Tab. 6. Determination of acidity in leaves of immune and susceptible varieties of roses.

Ботаническая разновидность: Botanical name of variety:	Кислотность—acidity. Въ куб. стм. n/10 ѣдк. щелочи. Cb. ctm. n/10 alkal.	Въ грам. винной кислоты. expressed in gr. of tartar. acid.	Въ % отъ воздушн. сухого вещества. expressed in % of the dried substance	Поражаемость Sphaerotheca pannosa.	Поражаемость Phragmidium subcorticium.
1) Rosa sulfurea	2,67	0,040	50,00	1	0
2) R. rugosa—Lilly Dick	2,62	0,039	48,75	0	0
3) R. lutea, Theano	2,45	0,036	45,00	0	0
4) R. rugosa, Mercédes	2,25	0,033	41,25	0	0
5) R. centifolia cristata	2,12	0,031	38,75	3	4
6) R. rugosa, Blanc double de Coubert.	2,00	0,029	36,25	0	0
7) R. rugosa hybrida, Chedane Guinoisseau.	1,87	0,028	35,00	1	0
8) R. thea—Kaiserin Augusta Victoria.	1,87	0,028	35,00	2½	2
9) R. Parmentier	1,70	0,025	31,25	4	4
10) R. Carmen (R. rugosa × Princesse de Bearn).	1,62	0,023	27,75	4	3
11) Reine de mousseuses	1,50	0,022	27,50	4	3½
12) R. polyantha	1,12	0,016	20,00	1	1

Данныя, сведенныя въ этихъ таблицахъ наглядно иллюстрируютъ сложность вопроса о связи кислотности въ органахъ растеній съ иммунитетомъ, далекую отъ простой схемы, предложенной Комесомъ.

Всматриваясь во 2-ю, 3-ю таблицы, можно видѣть, что иммунитетъ сортовъ овса, пшеницы, за немногими исключеніями, связанъ дѣйствительно съ повышеннымъ содержаніемъ кислоты въ сѣменахъ, поскольку кислотность поддается опредѣленію методомъ титрованія. И если бы ограничиться этими таблицами, мы получили, какъ будто, полное подтвержденіе теоріи Комеса.

Совершенно иначе однако дѣло обстоитъ съ анализами листьевъ тѣхъ же сортовъ овса и пшеницы и сортовъ розъ, приведенныхъ въ таблицахъ 4-й, 5-й и 6-й. Несмотря на то, что a priori, исходя изъ соображеній Комеса, различія по кислотности въ иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортахъ къ листовымъ паразитамъ, какъ ржавчина и мучнистая роса, должны бы быть особенно рельефны въ этихъ органахъ, на самомъ дѣлѣ факты говорятъ обратное. Изъ этихъ таблицъ ясно одно, что

[1]) Для анализа бралась проба въ 1 граммъ высушенныхъ листьевъ (8 часовъ при t° 50—60), измельченныхъ въ порошекъ и разбалтывалась въ 250 кб. стм. воды. Изъ нихъ для опредѣленія щелочи бралось 20 кб. стм. и разбавлялось до 100 кб. стм. + 3 капель феноль-фталеина.

никакой опредѣленной зависимости иммунитета отъ количества кислоты въ тканяхъ листьевъ не обнаружилось. Даже такіе иммунные сорта, какъ Avena strigosa, A. brevis, A. byzantina, устойчивыя расы эммеровъ (Triticum dicoccum) и однозернянокъ, не выдѣляются по содержанію кислоты; довольно рѣзкія различія по кислотности среди сортовъ овса (см. таб. 4-ю) совершенно не стоятъ въ связи съ различіями сортовъ въ реакціяхъ на паразитическіе грибы. Rosa centifolia cristata, съ высокимъ содержаніемъ кислоты въ листьяхъ по сравненію съ другими воспріимчивыми сортами, не уступаетъ имъ въ поражаемости мучнистой росой и ржавчиной и т. д.

Не подтверждая воззрѣній Комеса, констатированныя различія между иммунными и воспріимчивыми сортами, въ особенности очевидныя для сѣмянъ сортовъ овса и пшеницы (см. таб. 2-ю и 3-ю), свидѣтельствуютъ, тѣмъ не менѣе, о химическихъ особенностяхъ устойчивыхъ и поражаемыхъ сортовъ, которыя могутъ быть распознаны даже такимъ сравнительно грубымъ методомъ, какъ титрованіе щелочью, и несомнѣнно, при болѣе детальныхъ изслѣдованіяхъ обнаружатся еще болѣе интересныя и существенныя химическія различія обѣихъ группъ растеній.

Неубѣдительными для доказательства правильности теоріи Комеса представляются намъ и данныя анализовъ листьевъ 6-ти сортовъ пшеницы, приводимыя Кирхнеромъ (92); во-первыхъ, потому что только для одной выше цитированной пары сортовъ различія по кислотности выражены довольно ясно, для двухъ же другихъ паръ сортовъ цифры анализовъ не даютъ основаній къ сколько-нибудь опредѣленнымъ выводамъ и во-вторыхъ, потому что данныя анализовъ Кирхнера соотвѣтствуютъ только различіямъ сортовъ по иммунитету къ желтой ржавчинѣ и совершенно не соотвѣтствуютъ различіямъ тѣхъ же сортовъ по иммунитету къ другой листовой ржавчинѣ—Puccinia triticina. Устойчивый къ бурой ржавчинѣ, по даннымъ самого Кирхнера, сортъ Triticum turgidum var. gentile Al. № 285 содержалъ въ листьяхъ мало кислоты и сравнительно много сахара.

Противъ теоріи Комеса говоритъ также еще рядъ соображеній болѣе общаго характера. Если всмотрѣться внимательно въ распредѣленіе иммунитета къ спеціализованнымъ паразитамъ среди сортовъ, ясно, что оно соотвѣтствуетъ генетическимъ группировкамъ. Въ особенности это наглядно проявляется на хлѣбныхъ злакахъ. Въ 4-й главѣ мы подробно остановимся на этомъ вопросѣ, теперь же замѣтимъ только, что генетическія закономѣрности въ распредѣленіи иммунитета проявляются настолько опредѣленно, что реакція клѣтокъ растенія-хозяина на паразитическіе грибы можетъ быть использована для филогенетическихъ цѣлей. Отдѣльныя генетическія группы сортовъ являются такимъ образомъ специфическими не только въ смыслѣ ихъ генетической и наслѣдственной структуры, но и въ реакціяхъ ихъ на внѣдреніе паразитическихъ грибовъ. Предполагать, что генетическая обособленность группъ сортовъ и сопровождаю-

щая ее специфичность реакцій иммунитета связана опредѣленно съ раз-
ичіями въ количествѣ органическихъ кислотъ и сахара въ клѣточномъ
оку, намъ представляется совершенно необоснованнымъ. Въ отдѣльныхъ
лучаяхъ генетическія группы могутъ характеризоваться той или
ной кислотностью клѣточнаго сока, какъ напр., это ясно выражено
генетически обособленныхъ группъ американскихъ и европейскихъ
идовъ виноградной лозы, на которыя Комесъ ссылается въ особенности
асто; но этого можетъ и не быть, какъ напр., это имѣетъ мѣсто у хлѣбныхъ
лаковъ, и тѣмъ не менѣе группы сортовъ остаются специфичными и по
хъ генетической природѣ и по реакціямъ на паразитическіе грибы.

Насколько болѣе сложны здѣсь отношенія, можно видѣть изъ слѣдую-
щаго примѣра. Изъ огромнаго числа сортовъ пшеницы нами была выдѣ-
лена одна раса, относимая систематиками къ разновидности Triticum
ulgare var. fuliginosum Al., форма, выдѣлявшаяся абсолютной устойчи-
востью къ мучнистой росѣ и сравнительно устойчивая и къ другимъ
аболѣваніямъ. Другой пшеницы, столь устойчивой къ мучнистой росѣ,
намъ не приходилось видѣть. Такая физіологическая особенность побу-
дила произвести детальное генетическое изслѣдованіе этой расы и въ
езультатѣ обнаружилось, что данная форма выдѣляется отъ другихъ
ягкихъ пшеницъ безплодіемъ при скрещиваніи съ мягкими пшеницами
близкими къ нимъ видами T. compactum и T. Spelta, совершенно особымъ
иномъ унаслѣдованія признаковъ при скрещиваніи и цитологически
тличающейся отъ другихъ пшеницъ большимъ количествомъ крупныхъ
ромосомъ. По кислотности въ сѣменахъ эта раса напоминаетъ иммунные
иды пшеницъ, по кислотности же въ листьяхъ эта пшеница не отличима
тъ обыкновенныхъ воспріимчивыхъ сортовъ пшеницы.

Весьма естественно и въ общемъ цѣлесообразно стремленіе свести
ложныя явленія физіологической специфичности на понятные всѣмъ
имическіе термины, въ особенности на количественныя различія въ
одержаніи кислоты и сахара въ клѣточномъ соку, но грубая схемати-
ація можетъ привести скорѣе къ затемнѣнію истины, а не къ разъ-
сненію ея.

Въ одинаковой мѣрѣ принципъ Комеса трудно совмѣстимъ съ явле-
іями строгой спеціализаціи паразитическихъ грибовъ по родамъ и ви-
амъ хозяевъ-растеній. Въ первой главѣ мы разобрали вопросъ о специали-
аціи паразитовъ и пришли къ заключенію, что понятіе спеціализаціи
аразитовъ есть синонимъ иммунитета отдѣльныхъ видовъ и родовъ
астеній къ тѣмъ или другимъ паразитическимъ грибамъ. Предполагать,
то всѣ различія видовъ и родовъ, которыя распознаются спеціализован-
ыми паразитами, сводятся къ количественнымъ различіямъ въ содер-
аніи въ клѣточномъ соку кислоты и сахара, какъ это слѣдовало бы
о теоріи Комеса, совершенно необосновано фактически и врядъ ли можетъ
ыть доказано. Если бы это было такъ, то въ сущности не должно бы быть
спеціализаціи, такъ какъ и среди растеній, совершенно не имѣющихъ
генетически ничего общаго, нашлись бы отдѣльные виды и расы съ одина-

ковымъ количествомъ кислоты и сахара въ клѣточномъ соку и грибъ могъ переходить свободно съ одного семейства на другое. Невольно, конечно, приходятъ при этомъ на память разнохозяйственные паразиты, въ различныхъ стадіяхъ живущіе на разныхъ растеніяхъ, не имѣющихъ генетически ничего общаго, какъ, напр., въ случаѣ паразитизма линейной ржавчины или случаи полифаги у Puccinia Isiaccae и Cronartium asclepiadeum. Но и эта группа фактовъ при всей ея запутанности, нисколько не подтверждаетъ теоріи Комеса, а скорѣе противорѣчитъ ей? Съ злаковъ, сравнительно бѣдныхъ кислотами и дубильными веществами, ржавчина переходитъ на барбарисъ, листья и ягоды котораго содержатъ большое количество свободныхъ кислотъ.

Неубѣдительна и связь иммунитета сортовъ съ антоціановыми пигментами, которую выдвигаетъ Комесъ. Противъ нѣсколькихъ примѣровъ корреляціи иммунитета съ развитіемъ въ органахъ большого количества антоціана, можно привести еще большее число примѣровъ совершенно обратныхъ. Укажемъ изъ нашихъ наблюденій, что раса ярового ячменя Hordeum vulgare var. pallidum f. jarenskianum R. Regel, листья, стебли и колосья которой рѣзко выдѣляются антоціановой окраской среди всѣхъ яровыхъ сортовъ ячменя, сильно поражается всѣми видами ржавчины (P. glumarum, P. simplex, P. graminis). Нѣкоторыя расы яровой пшеницы, принадлежащія къ разновидности T. vulgare var. lutescens Al. ко времени созрѣванія имѣютъ листья и стебли съ ясно выраженной антоціановой окраской, но въ то же время сильно поражаются бурой и линейной ржачинами. Воспріимчивый къ желтой ржавчинѣ Puccinia glumarum сортъ Michigan Bronze, рѣзко выдѣляется среди озимыхъ пшеницъ антоціановымъ пигментомъ листьевъ и стеблей.

Связь повышенія воспріимчивости къ заболѣваніямъ съ «облагороженностью» сортовъ (ingentilimento) въ результатѣ отбора и культуры, устанавливаемая Комесомъ и объясняемая постепеннымъ увеличеніемъ въ культурныхъ растеніяхъ содержанія сахаристыхъ веществъ и уменьшеніемъ кислотности клѣточнаго сока, совершенно не приложима ко многимъ группамъ культурныхъ растеній. Такъ, ближайшіе родичи хлѣбныхъ злаковъ—различныя дикія формы Triticum dicoccoides, Avena fatua, Avena Ludoviciana Dur., Hordeum distichum var. spontaneum, сорная рожь Юго-Западной Азіи—вѣроятный родоначальникъ культурной ржи—всѣ эти дикія формы по воспріимчивости къ разнымъ видамъ ржавчины, головни, мучнистой росѣ и другимъ грибнымъ заболѣваніямъ не отличаются отъ культурныхъ сортовъ хлѣбныхъ злаковъ. Можно, наоборотъ, прослѣдить обратное явленіе; многіе изъ воздѣлываемыхъ въ Западной Европѣ сортовъ мягкихъ пшеницъ сравнительно устойчивы къ желтой ржавчинѣ, твердыя и англійскія пшеницы и эммеры, находящіяся въ культурѣ нѣсколько тысячелѣтій, характеризуются иммунитетомъ ко многимъ паразитическимъ грибамъ. Linum augustifolium L., легко скрещивающійся съ культурными льнами и являющійся несомнѣнно ближайшей дикой родственной формой культурныхъ сортовъ льна, сильно поражается

пьяной ржавчиной—Melampsora lini, къ которой рядъ культурныхъ сортовъ является въ значительной мѣрѣ устойчивымъ.

Недостаточно обоснована и ссылка Комеса на поражаемость растеній такимъ образомъ въ концѣ вегетаціоннаго періода, когда клѣточный сокъ содержитъ много сахара и мало кислотъ, такъ какъ многіе паразитическіе грибы поражаютъ растенія одинаково какъ въ самомъ началѣ, такъ и въ концѣ вегетаціоннаго періода, напр., мучнистая роса, многіе виды головни, ржавчины и др.

Нельзя наконецъ не отмѣтить того, что выжимки изъ листьевъ и другихъ органовъ далеко не всегда не позволяютъ судить о томъ, какъ реагируютъ эти вещества, будучи заключены въ клѣткахъ, гдѣ они могутъ быть изолированы или даже находиться въ недѣятельномъ состояніи.

Вообще, несмотря на обиліе фактовъ, приводимыхъ въ ея обоснованіе, «кислотная» теорія Комеса страдаетъ чрезмѣрной схематизаціей и самые факты, приводимые имъ въ доказательство кислотной теоріи недостаточно расчленены. Явленія паразитизма грибовъ составляютъ гораздо болѣе сложный физіологическій процессъ и индивидуальность паразита и хозяина играетъ въ нихъ повидимому огромную роль. Какъ извѣстно, многіе грибы совершенно не чувствительны къ кислой реакціи и выдѣляютъ сами большія количества кислотъ, нѣкоторые изъ грибовъ служатъ даже для полученія органическихъ кислотъ, напр., Cytromyces и др. плесневые грибы и вообще, въ физіологіи считается, что грибы предпочитаютъ кислую реакцію щелочной. Реакція in vivo въ растительныхъ клѣткахъ при внѣдреніи въ нихъ паразитическихъ грибовъ также, вѣроятно, далеко не совпадаютъ съ тѣмъ, что обнаруживается при культурахъ сапрофитныхъ и полу-сапрофитныхъ грибовъ на искусственныхъ средахъ, на основаніи которыхъ Комесъ въ большой мѣрѣ строитъ свою теорію. При описаніи гистологической картины зараженія воспріимчивыхъ сортовъ паразитическими грибами, какъ мы видѣли выше, нерѣдко имѣютъ мѣсто явленія, которыя приходится относить даже въ области симбіоза.

Гипотеза Marshall Ward'a.

Изслѣдованія въ области животнаго иммунитета, какъ извѣстно, установили выдѣленіе со стороны поражающихъ животное микроорганизмовъ ядовитыхъ веществъ «токсиновъ», въ борьбѣ съ которыми животный организмъ вырабатываетъ «антитоксины», парализующіе дѣйствіе токсиновъ. Marshall Ward'омъ и другими изслѣдователями растительнаго иммунитета было высказано предположеніе, что такого же порядка явленіе имѣетъ мѣсто и при взаимодѣйствіи растеній и паразитическихъ грибовъ. По мнѣнію Ward'a, воспріимчивость растеній зависитъ отъ способности грибной протоплазмы преодолѣвать сопротивленіе клѣтокъ хозяина при помощи энзимъ и токсиновъ, и обратно, устойчивость, по его мнѣнію, обусловливается способностью протоплазмы клѣтокъ хозяина образовать антитѣла, разрушающіе эти энзимы и токсины.

Выдѣленіе ядовитыхъ веществъ и энзимъ паразитическими грибами подтверждается цитологическими картинами, наблюдаемыми подъ микроскопомъ при зараженіи иммунныхъ сортовъ; изслѣдованія Gibson, Marryat, Stakman'a и Salmon'a установили, что внѣдреніе паразитическихъ грибовъ въ ткани несоотвѣтствующихъ имъ хозяевъ или иммунныхъ сортовъ сопровождается быстрымъ отмираніемъ клѣтокъ растенія при соприкосновеніи съ гифами грибовъ. Многіе плесневые грибы, какъ извѣстно, выдѣляютъ органическія кислоты (щавелевую, лимонную и др.). При этомъ отличительной особенностью дѣйствія токсиновъ въ растительномъ мірѣ, въ отличіе отъ того, что приходится наблюдать въ явленіяхъ животнаго иммунитета, является то, что вліяніе грибныхъ токсиновъ сказывается нерѣдко рѣзче всего именно на иммунныхъ сортахъ, а не на воспріимчивыхъ, гдѣ, въ теченіе долгаго времени, вліяніе грибныхъ токсиновъ и энзимовъ не проявляется вреднымъ образомъ.

Многіе паразитическіе грибы выдѣляютъ энзимы, растворяющіе оболочки и кутикулу клѣтокъ растеній, о чемъ свидѣтельствуютъ самые факты непосредственнаго проникновенія гифъ черезъ оболочки. Blackman'y, Brown'y и Welsford'y (21, 21a, 16) удалось выдѣлить у Botrytis cinerea такіе энзимы и изучить дѣйствіе ихъ in-vitro.

Вопросъ о грибныхъ токсинахъ и энзимахъ находится въ самомъ началѣ разработки; но еще меньше извѣстно о растительныхъ антитоксинахъ. Самое существованіе ихъ является пока предположеніемъ, которое требуется еще доказать.

Проникновеніе грибовъ въ ткани иммунныхъ растеній сопровождается отмираніемъ клѣтокъ растенія на участкахъ зараженія и послѣдующимъ отмираніемъ самого гриба. Gibson (67), описывая гистологическую картину инфекціи иммунныхъ растеній отмѣчаетъ, что отмираніе гифъ обусловливалось нестолько недостаткомъ питанія (starvation), сколько, повидимому, выдѣленіемъ клѣтками растеній ядовитыхъ для гриба веществъ; такъ, на микроскопическихъ разрѣзахъ зараженныхъ тканей иммунныхъ растеній, ей приходилось наблюдать, что въ то время какъ снаружи гифы выглядѣли живыми, выполненными протоплазмой, внутри тканей, если срѣзъ былъ сдѣланъ спустя нѣсколько дней послѣ зараженія, онѣ были пустыми, сморщенными. Не лишено вѣроятія, что гибель гриба въ этихъ случаяхъ была дѣйствительно результатомъ дѣйствія ядовитыхъ веществъ, какъ предполагали Gibson, Ward и нѣкоторые другіе изслѣдователи, но можетъ быть эти «антитоксины» являются просто посмертными выдѣленіями отмершихъ клѣтокъ.

Во всякомъ случаѣ, изъ всѣхъ попытокъ объясненія явленій физіологическаго иммунитета эта послѣдняя, сводящая иммунитетъ растеній къ выдѣленію клѣтками антитоксиновъ, нейтрализующихъ грибные токсины, можетъ быть и близкая къ истинѣ, пока является изъ всѣхъ разобранныхъ теорій наименѣе обоснованной фактически, и въ то же время и наиболѣе трудной для экспериментальной провѣрки.

Заключеніе.

ГЛАВА III.

Иммунитетъ и среда.

Господствующіе взгляды на измѣнчивость иммунитета.

Въ фитопатологической литературѣ распространено мнѣніе, что иммунитетъ сортовъ къ грибнымъ заболѣваніямъ какъ механическій, такъ и физіологическій, весьма непостояненъ и зависитъ въ большей мѣрѣ отъ почвенныхъ и климатическихъ условій. Принято думать, что сортъ, устойчивый къ заболѣванію въ одномъ районѣ, можетъ оказаться воспріимчивымъ къ тому же заболѣванію въ другомъ районѣ. Селекція иммунныхъ сортовъ должна, согласно этому мнѣнію, имѣть лишь мѣстное значеніе для районовъ со сходными климатическими и почвенными условіями. Это мнѣніе большинства авторовъ особенно подробно развито Comes'омъ въ его книгѣ «La profilassi nella patologia vegetale» (1916), въ которой довольно полно сведены литературныя данныя о вліяніи климата, почвы, условій культуры и удобренія на измѣненія въ иммунитетѣ растеній къ инфекціоннымъ и физіологическимъ заболѣваніямъ. Исходя изъ своей теоріи иммунитета, разобранной въ предыдущей главѣ, Комесъ слѣдующимъ образомъ формулируетъ свои взгляды на взаимоотношенія иммунитета и среды:

«1. Устойчивость культурнаго растенія къ вредителямъ измѣняется при прочихъ равныхъ условіяхъ вмѣстѣ съ климатомъ: Можно утверждать, что устойчивость выше всего у растеній, воздѣлываемыхъ въ холодныхъ мѣстностяхъ; у тѣхъ же растеній она уменьшается при культурѣ въ болѣе теплыхъ мѣстностяхъ.

2. На почвахъ, богатыхъ известью, органы растеній въ общемъ всегда нѣжнѣе, и будучи нѣжными, т.-е. болѣе сахаристыми, болѣе воспріимчивы къ паразитамъ.

3. Съ помощью отбора и гибридизаціи можно вывести устойчивые сорта или расы. Эти сорта будутъ приспособлены къ той мѣстности, гдѣ они выведены, и вообще будутъ болѣе приспособлены къ холоднымъ мѣстностямъ, чѣмъ къ теплымъ, гдѣ они, при прочихъ равныхъ условіяхъ, мало-по-малу теряютъ свою устойчивость.

4. Калій, кальцій, желѣзо и магній, гдѣ это нужно, должны вноситься исключительно въ формѣ сульфатовъ. Выдѣляемые корнями іоны высвобождаютъ свободную сѣрную кислоту, даже въ минимальныхъ дозахъ повышающую кислотность соковъ въ органахъ растеній и усиливающую ихъ устойчивость.

(8) 5. Изъ азотистыхъ удобреній азотнокислый натръ наиболѣе понижаетъ кислотность органовъ и дѣлаетъ растенія наиболѣе чувствительными къ вредителямъ. Наоборотъ, сѣрнокислый аммоній, хотя онъ менѣе повышаетъ урожайность по сравненію съ азотнокислымъ натромъ, дѣлаетъ растенія болѣе устойчивыми, увеличивая кислотность ихъ органовъ. Въ почвахъ, богатыхъ щелочью, повторное внесеніе азотнокислаго натра, постепенно накопляя натръ въ почвѣ, вызываетъ уменьшеніе первоначальнаго плодородія почвы и прогрессивное паденіе урожая.

(9) 6. Избыточное азотистое удобреніе, особенно вносимое въ формѣ селитры, вызываетъ въ растеніи накопленіе амидныхъ соединеній, которые, какъ и сахара, дѣлаютъ растенія болѣе воспріимчивыми къ паразитамъ. Наоборотъ, фосфорнокислыя удобренія, обуславливая превращеніе растворимыхъ азотистыхъ веществъ въ нерастворимыя, отрицательно хемотроничныя азотистыя вещества, т.-е. въ бѣлковыя соединенія, содержащія фосфоръ, и ускоряя созрѣваніе плодовъ и побѣговъ, не уменьшая въ то же время кислотность въ органахъ или даже увеличивая ее, тѣмъ самымъ укрѣпляютъ растенія въ ихъ борьбѣ съ паразитами.

(10) 7. Основной мѣрой для предупрежденія заболѣваній культурныхъ растеній должно служить фосфорнокислое удобреніе съ бо́льшимъ или меньшимъ дополненіемъ его сульфатами». (Стр. 166—168).

Хотя въ литературѣ нѣтъ полнаго единогласія относительно роли отдѣльныхъ удобреній въ пониженіи и повышеніи устойчивости растеній, но въ общемъ вышеприведенныя положенія Комеса достаточно опредѣленно выражаютъ взгляды, распространенные въ настоящее время среди фитопатологовъ и агрономовъ.

Осторожнѣе подходитъ къ рѣшенію вопроса объ измѣнчивости иммунитета Eriksson (42). Изслѣдовавъ вліяніе удобренія на измѣнчивость устойчивости хлѣбныхъ злаковъ къ ржавчинѣ, онъ воздерживается отъ опредѣленныхъ заключеній, такъ какъ, по его мнѣнію, ни литературныя данныя, ни собственныя наблюденія не позволяютъ установить ясныхъ взаимоотношеній между средой и иммунитетомъ. Сомнѣнія относительно распространенныхъ въ литературѣ взглядовъ высказываетъ и другой извѣстный миколог Klebahn въ его книгѣ: «Grundzuge der allgemeinen Phytopathologie» (1912) [1]).

---

[1]) Es ist leicht, пишетъ онъ, zu behaupten, dass die chemische Zusammensetzung der Pflanzensäfte, z. B. Zuckergehalt, Säuregehalt u. s. w. beeinflusst werde u. dass diese für den Pilzangriff bestimmend sei, aber es ist damit nicht viel anzufangen, solange weder der Stoffwechsel der Wirtspflanzen noch die Lebensansprüche der Pilze in ihren Einzelheiten genauer bekannt sind. Insbesondere ist wiederholt versucht worden zwischen parasitären Krankheiten und der Düngung, sowohl im ganzen, wie der Wirkung der Bestandteile des Düngers im einzelnen, Beziehungen anzunehmen. Aber es dürfte gefährlich sein aus gelegentlichen Beobachtungen Schlüsse zu ziehen, da man nicht übersieht, welche mannigfaltigen Verhältnisse auf das Resultat eingewirkt haben können. Wenn z. B. mitgeteilt wird, dass reichlich mit Stickstoff gedüngte Erica-Pflanzen im Winter stark an Botrytis litten, während nicht gedüngte gesund blieben, so ist das zwar eine interessante Einzelbeobachtung, die geeignet wäre zu genaueren Untersuchungen anzuregen, nicht aber eine solche, aus der man bereits folgern darf, dass reichliche Stickstoffdüngung den Pilzbefall fördere. Systematische Versuche in genügendem Umfange sind aber sehr schwer durchzuführen, weil man es nicht in der Hand hat mit parasitischen Pilzen in beliebigem Massstabe Masseninfektionen vorzunehmen. Man kann im allgemeinen nur aus den spontan auftretenden Epidemien schliessen und dabei können leicht wichtige Momente übersehen werden». (Стр. 96).

Въ книгѣ: «Матеріалы къ вопросу объ устойчивости хлѣбныхъ злаковъ противъ паразитическихъ грибовъ» (1913), мы подробно остановились на литературныхъ данныхъ объ измѣнчивости физіологическаго иммунитета и нашли, что въ большинствѣ случаевъ изслѣдованія, устанавливающія рѣзкую измѣняемость сортовъ при перенесеніи ихъ въ новыя мѣстности, мало убѣдительны, такъ какъ въ нихъ были допущены большія методологическія ошибки: не учитывалось видовое различіе въ составѣ грибной флоры въ разныхъ мѣстностяхъ, не различались виды ржавчины, опыты ставились не съ чистыми линіями и т. д. Рядъ нашихъ опытовъ съ посѣвомъ нѣсколькихъ чисто-линейныхъ сортовъ пшеницы, различавшихся по иммунитету къ бурой ржавчинѣ и мучнистой росѣ, въ различныхъ районахъ, въ Харьковской, Полтавской, Владимирской и Московской губерніяхъ при различныхъ условіяхъ влажности и удобренія обнаружилъ, что иммунитетъ является, наоборотъ, весьма стойкимъ и постояннымъ даже при рѣзкомъ измѣненіи условій среды. На основаніи этихъ опытовъ и литературныхъ данныхъ мы пришли къ заключенію, что сложный вопросъ объ измѣнчивости иммунитета сортовъ въ зависимости отъ района и условій окружающей среды не можетъ рѣшаться въ категорической и положительной формѣ, какъ склонны рѣшать его нѣкоторые авторы. Факты, собранные нами послѣ опубликованія этой работы, и рядъ новыхъ опытовъ еще болѣе убѣдили насъ въ правильности такого заключенія.

Не повторяя здѣсь данныхъ, приведенныхъ въ вышеупомянутой работѣ, мы разсмотримъ лишь рядъ фактовъ, тамъ не указанныхъ, и данныя новыхъ опытовъ, поставленныхъ въ 1914—1918 г. по вопросу объ измѣнчивости иммунитета.

Характеристика однихъ и тѣхъ же сортовъ къ однимъ и тѣмъ же грибнымъ заболѣваніямъ въ различныхъ районахъ.

Практически весьма важно рѣшить, сохраняется ли иммунитетъ сортовъ при перенесеніи ихъ въ болѣе или менѣе отдаленные районы. Для изслѣдователя важно знать, прежде всего для экономизаціи работы, останутся ли установленные имъ устойчивые сорта устойчивыми въ другомъ районѣ. Отрицательное рѣшеніе вопроса сдѣлало бы неизбѣжной повторную селекцію на иммунитетъ для каждой мѣстности въ отдѣльности. Теоретически мыслимы различныя рѣшенія: даже въ томъ случаѣ, если бы сорта оставались неизмѣнными, а ргіогі вполнѣ возможно, что въ зависимости отъ района можетъ мѣняться расовый составъ грибной флоры, откуда и самое отношеніе однихъ и тѣхъ же растеній фактически можетъ быть различнымъ въ разныхъ странахъ и районахъ. Вопросъ этотъ рѣшается только путемъ прямыхъ наблюденій надъ одними и тѣми же сортами въ разныхъ странахъ, въ отношеніи къ опредѣленнымъ видамъ грибовъ.

На ряду съ немногими, притомъ спорными, данными объ измѣняемости иммунитета къ грибнымъ заболѣваніямъ при перенесеніи ихъ изъ одного района въ другой, часто притомъ безъ указаній даже видовъ грибовъ, по отношенію къ которымъ велись наблюденія, какъ напр., въ нерѣдко цитируемыхъ опытахъ H. Vilmorin'a съ перенесеніемъ иммунныхъ сортовъ пшеницы изъ С. Америки во Францію [1]), мы имѣемъ большое число безспорныхъ данныхъ о константности иммунитета сортовъ къ опредѣленнымъ заболѣваніямъ при воздѣлываніи ихъ въ совершенно различныхъ по почвѣ и по климату странахъ. Нѣсколько такихъ фактовъ было приведено въ «Матеріалахъ» (стр. 57—58); въ настоящее время мы имѣемъ возможность значительно увеличить число такихъ примѣровъ какъ для хлѣбныхъ злаковъ, такъ и для другихъ растеній.

§ 1. Весьма удобнымъ объектомъ для сопоставленія наблюденій по устойчивости къ грибнымъ заболѣваніямъ въ различныхъ районахъ являются культурныя розы. Сравненіе данныхъ по иммунитету розъ облегчается тѣмъ обстоятельствомъ, что ихъ сортовыя различія по устойчивости къ ржавчинѣ—Phragmidium subcorticium Winter (въ стадіи уредо) и къ мучнистой росѣ—Sphaerotheca pannosa Lev. выражены очень рѣзко, въ то же время многіе сорта розъ, благодаря вегетативному размноженію, весьма константны и сортовая номенклатура розъ болѣе опредѣленна, чѣмъ у многихъ полевыхъ сельско-хозяйственныхъ растеній, размножаемыхъ сѣменами.

Въ годы сильнаго развитія ржавчины—Phragmidium subcorticium, въ 1903—4 г. въ Силезіи были произведены наблюденія надъ устойчивостью къ этому заболѣванію большого числа сортовъ (74) розъ; эти наблюденія сведены Laubert'омъ въ книгѣ «Rosenkrankheiten u. Rosenfeinde» (1910). Оказалось, что наиболѣе поражаемой является въ Германіи группа ремонтантныхъ розъ, напр. сорта: Fischer and Holmes, Mr. John Laing, Marie Baumann, Souvenir de William Wood, Ulrich Brunner fils и др. Устойчивыми оказались чайныя розы, напр. Gloire de Dijon, Kaiserin Auguste Victoria, Perle de Lyon, White Pearl и др.; изъ чайныхъ гибридовъ устойчивыми проявили себя M-me Caroline Testout, M-me Abel Chatenay, Antoine Rivoire и др. Устойчивыми оказались всѣ сорта, принадлежащіе къ группамъ Polyantha (Crimson Rambler, Etoile de Mai), капуцинскимъ розамъ—Luteae, напр. Persian Yellow. Одинаковую характеристику отдѣльныхъ группъ розъ по отношенію къ Phragmidium subcorticium даетъ для Англіи Biffen (12). Чайныя розы, R. polyantha, Rosa lutea и въ Англіи проявили иммунитетъ къ ржавчинѣ; ремонтантныя розы явились сильно воспріимчивыми.

Въ 1915—17 гг. въ питомникѣ Петровской Академіи, и въ нѣсколькихъ садоводствахъ подъ Москвой нами велись наблюденія надъ устойчивостью сортовъ розъ къ Phragmidium subcorticium и къ мучнистой

[1]) H. Vilmorin, насколько можно судить по его очерку о ржавчинѣ пшеницъ (Bull. de la Société des agr. de France, 1893) не различалъ P. graminis отъ P. triticina и P. glumarum.

росѣ—Sphaerotheca pannosa. Оба эти года были благопріятны для наблюденій, розы были сильно поражены тѣмъ и другимъ грибомъ и воспріимчивые сорта съ нижней стороны листвы сплошь покрывались пустулами ржавчины въ стадіи уредо, а побѣги и листья сортовъ, воспріимчивыхъ къ мучнистой росѣ, были сплошь покрыты бѣлымъ налетомъ конидіальной стадіи этого гриба. Среди изслѣдованныхъ сортовъ было много формъ, отношеніе которыхъ къ ржавчинѣ было установлено для Англіи и Силезіи. Наши наблюденія дали въ общемъ совершенно ту же характеристику группъ и сортовъ. Наиболѣе устойчивыми оказались и подъ Москвой всѣ сорта, принадлежащіе къ Rosa rugosa (19 различныхъ сортовъ) Rosa polyantha, R. lutea (10 различныхъ сортовъ), R. pimpinellifolia, чайныя розы (Gloire de Dijon, K. Augusta Victoria, Perle de Lyon и др.). Наиболѣе воспріимчивыми къ ржавчинѣ и къ мучнистой росѣ оказались и здѣсь ремонтантныя розы (Maria Baumann, Souvenir de William Wood, Mr. John Laing, Eugene Furst и многіе др.).

Такимъ образомъ, въ Москвѣ, въ Англіи и въ Германіи различныя генетическія группы розъ ведутъ себя совершенно одинаково по отношенію къ заболѣваніямъ ржавчиной и мучнистой росой и сортовой иммунитетъ остается константнымъ, несмотря на значительную разницу въ почвенныхъ и климатическихъ условіяхъ.

§ 2. Особенно много наблюденій надъ устойчивостью къ разнымъ видамъ ржавчины сдѣлано въ разныхъ странахъ для сортовъ пшеницы и другихъ хлѣбныхъ злаковъ. Сорта пшеницы изслѣдованы въ этомъ отношеніи въ Европѣ, Азіи (Индіи), Австраліи, С. и Ю. Америкѣ и въ Африкѣ и, казалось, могли бы дать исчерпывающій отвѣтъ на интересующій насъ здѣсь вопросъ; но, къ сожалѣнію, благодаря необычайно запутанной сортовой номенклатурѣ, данныя большей части наблюденій въ разныхъ странахъ совершенно несравнимы. Наиболѣе трудно сравнимы данныя для мягкой пшеницы, число сортовъ которой весьма велико, и для которыхъ до настоящаго времени нѣтъ сколько-нибудь полной и удовлетворительной классификаціи и ботанической номенклатуры. Лучше обстоитъ дѣло съ другими видами пшеницы, какъ T. durum, T. dicoccum, T. turgidum, T. monococcum, T. polonicum и T. Spelta. Какъ намъ удалось выяснить, на основаніи наблюденій надъ большимъ числомъ сортовъ и сопоставленія нашихъ данныхъ съ наблюденіями другихъ изслѣдователей, цѣлые виды T. durum, T. polonicum, T. turgidum, T. monococcum и T. Spelta, включающіе большое число разновидностей и расъ, характеризуются опредѣленной реакціей на спеціализованныхъ паразитовъ, т.-е. имѣютъ приблизительно общую для всѣхъ расъ даннаго вида характеристику по отношенію къ бурой и желтой ржавчинамъ и къ мучнистой росѣ (191), и поэтому уже одно точное указаніе ботаническаго вида, къ которому относится сортъ, въ такихъ случаяхъ даетъ возможность сравнивать наблюденія разныхъ изслѣдователей.

Для разновидностей вида *T. monococcum* имѣются данныя наблюденій Cobb'a и Farrer'a въ Австраліи (Reports of the Proceedings of the Rust on Wheat Conferences in Australia. 1891—1896), наблюденія Howard'a въ Индіи (76), для С. Америки имѣются данныя Carleton'a (27, 28, 29), Freeman'a (60), Stakman'a (176), для Швеціи—Eriksson'a и Henning'a (42), для Франціи—Foëx (57), для Германіи—Koernicke, Werner'a (104), Kirchner'a (92), для Англіи—Biffen'a (14, 15); въ 1914 г. въ Англіи велись наблюденія также нами надъ нѣсколькими расами этого вида; для различныхъ мѣстностей Россіи имѣются наблюденія Литвинова (115, 116) и Вавилова (191). Всѣ эти данныя для разныхъ странъ въ полномъ согласіи характеризуютъ однозерянки—Triticum monococcum, какъ видъ совершенно иммунный къ бурой и желтой ржавчинамъ.

Согласно наблюденіямъ тѣхъ же изслѣдователей, однозерянки въ значительной мѣрѣ устойчивы въ разныхъ странахъ и къ линейной стеблевой ржавчинѣ—Puccinia graminis.

§ 3. *Triticum polonicum* L.—польскія пшеницы, по наблюденіямъ въ Англіи, въ Австраліи (Cobb), въ С. Америкѣ (Carleton и др.), во Франціи (Foëx), въ Германіи (Koernicke, Werner, Kirchner), въ Россіи (Литвиновъ, Вавиловъ)—устойчивы въ значительной степени къ желтой и бурой ржавчинамъ.

§ 4. Разновидности вида *T. turgidum* L.—англійскихъ пшеницъ, какъ показали наблюденія въ Россіи и Англіи (Литвиновъ, Вавиловъ, Biffen, Percival) устойчивы къ бурой и желтой ржавчинамъ. Данныя изъ Австраліи (Farrer, Cobb), изъ Франціи, Германіи и С. Америки (L. Vilmorin, Foëx, Koernicke, Werner, Kirchner, Carleton и др.) подтверждаютъ эту характеристику.

§ 5. Многочисленныя разновидности вида *T. durum* Desf.—твердыя пшеницы, широко распространенныя въ культурѣ, изслѣдованы въ различныхъ районахъ Азіи (Туркестанъ, Индія), въ С. Америкѣ, въ С. Африкѣ (Trabut, Scofield)[1]), въ Австраліи, почти во всѣхъ странахъ Европы. Наблюдатели пяти частей свѣта, всѣ безъ исключенія, характеризуютъ разновидности твердыхъ пшеницъ, какъ устойчивыя къ желтой и бурой ржавчинамъ.

§ 6. Нѣкоторыя вполнѣ опредѣленныя разновидности вида *T. dicoccum* Schrk., напр., озимая раса чернаго эммера—T. dicoccum var. atratum Host и яровая форма T. dicoccum var. picnurum Al., какъ показываетъ сопоставленіе наблюденій различныхъ изслѣдователей, одинаково являются устойчивыми къ бурой и желтой ржавчинамъ въ Россіи (Литвиновъ, Вавиловъ), во Франціи (Foëx), въ Англіи (Biffen, Вавиловъ) и въ С. Америкѣ (Carleton, Stakman). Наоборотъ, яровыя формы восточныхъ эммеровъ—T. dicoccum var. farrum arras Hochst. и T. dicoccum var. rufum

[1]) C. S. Scofield. The Algerian durum wheats. Bull. of Plant Industry № 7. 1902. Washington.

maturum Flaksb., воспріимчивыя къ желтой ржавчинѣ въ Европейской Россіи, оказались въ равной мѣрѣ воспріимчивыми къ этому виду гриба и въ Англіи.

§ 7. Сопоставленіе наблюденій въ разныхъ странахъ надъ отдѣльными разновидностями и расами мягкихъ пшеницъ—T. vulgare Vill. не представляется возможнымъ въ виду путаницы въ сортовой номенклатурѣ: но если сравнивать характеристики вида T. vulgare въ цѣломъ, то въ общемъ и онѣ весьма сходны для Россіи, Англіи, Швеціи, Австраліи, Индіи, С. Америки. Большая часть сортовъ мягкой пшеницы сильно поражается бурой ржавчиной и сравнительно многіе сорта (въ общемъ до половины) болѣе или менѣе устойчивы къ желтой ржавчинѣ.

§ 8. Сравнивая списки сортовъ пшеницы, устойчивыхъ къ мучнистой росѣ—Erysiphe graminis DC., установленныхъ Reed'омъ для С. Америки (149,147) съ нашими данными для Россіи (191), мы находимъ не мало совпаденій въ характеристикѣ сортовъ. Такъ, по наблюденіямъ въ Америкѣ и Россіи, наиболѣе устойчивые къ этому заболѣванію сорта относятся къ эммерамъ—T. dicoccum; сравнительно иммунными оказались и въ Америкѣ и въ Россіи однозернянки, раса, принадлежащая къ разновидности T. compactum var creticum Mazz. и разновидности польской пшеницы (T. polonicum) и англійской пшеницы (T. turgidum).

Къ сожалѣнію, не всѣ данныя Reed'а (для 78 сортовъ) сравнимы съ данными для Россіи, во-первыхъ, по причинѣ отсутствія въ таблицахъ Reed'а для большинства сортовъ точнаго ботаническаго опредѣленія, во вторыхъ, благодаря различію въ методѣ оцѣнки самой воспріимчивости сортовъ: Reed заражалъ молодыя растеньица подъ стеклянными колпаками и опредѣлялъ не степень поражаемости растеній, какъ это дѣлали мы при нашихъ наблюденіяхъ въ полѣ и вегетаціонномъ домикѣ, а только % заразившихся и незаразившихся растеній.

§ 9. «Персидская пшеница», относимая систематиками къ разновидности T. vulgare var. fuliginosum Al., проявившая себя абсолютно иммунной къ мучнистой росѣ въ Москвѣ, была высѣяна въ 1914 г. въ Англіи, въ Кэмбриджѣ, Ротамстедѣ и около Лондона, гдѣ обыкновенно пшеница сильно страдаетъ отъ этого гриба. Какъ и въ Россіи, «Персидская пшеница» осталась совершенно иммунной къ мучнистой росѣ, несмотря на то, что сосѣдніе съ нею воспріимчивые сорта пшеницы (въ особенности въ вегетаціонномъ домикѣ Кэмбриджскаго Университета) были сплошь поражены этимъ грибомъ.

§ 10. Изъ большого числа изслѣдованныхъ нами въ 1915—1917 г.г. сортовъ овса на иммунитетъ къ головнѣ—Ustilago avenae Rost. только 6 сортовъ оказались непоражаемыми этимъ грибомъ, въ томъ числѣ три сорта, принадлежащіе къ видамъ Avena brevis Roth. и A. strigosa Schreb. Изъ работы (Reed'а), Mundy и Gibbs (148, 152), опубликованныхъ въ 1916 и 1917 г., можно видѣть, что и въ Америкѣ Avena strigosa и A. brevis проявляютъ иммунитетъ къ головнѣ.

Опыты воздѣлыванія однихъ и тѣхъ же сортовъ пшеницы въ различныхъ районахъ Россіи.

Въ «Матеріалахъ» (191[illegible]) мы привели результаты наблюденій надъ восьмью сортами съ различной степенью устойчивости къ бурой ржавчинѣ и мучнистой росѣ, высѣянныхъ въ Московской, арьковской, ладимірской и Полтавской губерніяхъ съ цѣлью прослѣдить, какъ измѣняется иммунитетъ сортовъ въ разныхъ районахъ. Поведеніе сортовъ въ отношеніи бурой ржавчины и мучнистой росы, какъ показали эти опыты, было одинаково во всѣхъ 4-хъ губерніяхъ, притомъ столь различныхъ по климату и почвѣ, какъ Московской и Харьковской. Въ 1915 г. мы имѣли возможность высѣять при содѣйствіи И. В. Никитина тѣ же сорта въ Сыръ-Дарьинской области около Ташкента. Подъ Ташкентомъ бурая ржавчина—P. triticina развивается обычно въ значительныхъ размѣрахъ, и, какъ показали наблюденія, тѣ же сортовыя различія по иммуннитету проявились и въ Азіатской Россіи. Наиболѣе устойчивые въ Московской губ. изъ этой серіи яровые сорта мягкой пшеницы T. vulgare var. ferrugineum Al. (№=A—2406) и var. erythrospermum Kcke (№=A—2356) проявили себя устойчивыми и въ Туркестанѣ. Высѣянные рядомъ съ нимъ для контроля воспріимчивые сорта var. lutescens Al. (№=132) и var. ferrugineum Al. (№=127) при тѣхъ же условіяхъ были сильно поражены бурой ржавчиной. Рядомъ съ этими 8-ю сортами мягкой пшеницы въ Туркестанѣ были высѣяны также T. durum var. affine №=80, T. durum v. leucurum №=76, T. monococcum var. flavescens №=81, T. dicoccum var. farrum—западноевропейская раса A—84. Всѣ эти сорта, по наблюденіямъ въ Москвѣ, рѣзко выдѣлялись своимъ иммунитетомъ къ бурой ржавчинѣ. Такими же иммунными проявили они себя, по наблюденіямъ И. В. Никитина, и въ Туркестанѣ.

Въ 1914 г. въ Англіи мною была высѣяна въ двухъ мѣстахъ: на фермѣ Кэмбриджскаго Университета и въ Мертонѣ, около Лондона, коллекція сортовъ пшеницы, овса и ячменя, изслѣдованныхъ въ Россіи по отношенію къ грибнымъ заболѣваніямъ, съ цѣлью изучить поведеніе этихъ сортовъ какъ въ отношеніи къ новымъ видамъ паразитическихъ грибовъ, мало распространеннымъ въ Средней Россіи, такъ и съ цѣлью понаблюдать отношеніе ихъ въ иныхъ климатическихъ и почвенныхъ условіяхъ къ тѣмъ же видамъ грибовъ, въ отношеніи которыхъ они были изучены въ Россіи.

Отношеніе сортовъ къ желтой, бурой и корончатой ржавчинамъ, безъ исключенія, осталось такимъ же, какъ и въ Россіи.

Въ 1916 году лѣтомъ во время поѣздки въ Туркестанъ и въ Персію нами велись наблюденія надъ пораженіемъ сортовъ пшеницы грибными заболѣваніями. Въ общемъ, вездѣ повторялась та же правильность: твердыя пшеницы въ слабой степени поражались бурой и желтой ржавчиной; мягкія пшеницы въ большинствѣ случаевъ въ тѣхъ же условіяхъ сильно поражались тѣмъ и другимъ видомъ ржавчины. Въ Ферганской области на Андижанской опытной станціи было просмотрѣно значительное число гербарныхъ образцовъ сортовъ пшеницы, собранныхъ Е. Л. Навроцкимъ, различавшихся по степени пораженности листовыми видами

ржавчины, спеціально собранныхъ съ цѣлью зафиксировать эти различія сортовъ по пораженіемости. Образцы ясно обнаружили устойчивость твердыхъ и англійскихъ пшеницъ къ бурой и желтой ржавчинамъ (Твердыя пшеницы были представлены нѣсколькими разновидностями: англійскія—одной—T. turgidum var. Plinianum Kcke), т.-е. эти виды пшеницъ вели себя въ Туркестанѣ такъ же, какъ и въ Московской губерніи и въ Англіи. Въ Закаспійской области и въ С. Персіи въ смѣшанныхъ посѣвахъ пшеницы, гдѣ нерѣдко среди мягкой пшеницы въ видѣ примѣси встрѣчается твердая пшеница, въ тѣхъ случаяхъ, когда растенія были сильно поражены бурой или желтой ржавчинами (въ Персіи въ особенности распространенъ послѣдній видъ), растенія твердой пшеницы можно было всегда легко выдѣлить по листвѣ, свободной отъ грибныхъ пустулъ.

Въ 1918 году всѣ сорта яровой пшеницы, изслѣдованные нами въ Петровско-Разумовскомъ, были высѣяны въ Саратовской губерніи на участкѣ Областной с.-х. станціи. Годъ былъ сравнительно очень сырой и яровая пшеница въ общемъ довольно сильно поразилась бурой ржавчиной къ концу вегетаціоннаго періода. Какъ показали наблюденія, въ общемъ всѣ сорта сохранили свои свойства. Однозерянки, эммеры, твердыя, польскія и англійскія пшеницы, устойчивыя въ Москвѣ, совершенно въ той же мѣрѣ проявили иммунитетъ и на Юго-Востокѣ Россіи. Иммунныя мягкія пшеницы (какъ NN№=2406, 2356, 139 и др.) выдѣлялись отъ остальныхъ воспріимчивыхъ сортовъ мягкой пшеницы какъ въ Москвѣ, такъ и въ Саратовѣ. И въ общемъ, всѣ характеристики сортовъ, приведенныя въ «Матеріалахъ» по наблюденіямъ въ Петровско-Разумовскомъ, остались неизмѣненными и для Саратовской губ.

Въ послѣдніе годы наблюденія надъ устойчивостью сортовъ пшеницы по отношенію къ бурой и желтой ржавчинамъ велись въ Россіи въ различныхъ губерніяхъ на опытныхъ поляхъ и станціяхъ, напр., въ Курской губ. (Литвиновъ, Труды Бюро по Прикладной ботаникѣ, т. 5, 1912), въ Воронежской губ. (Литвиновъ, ibid. t. 8, 1915), въ Кіевской губ. (Казановскій, жур. «Хозяйство», 1915), въ Тобольской губ. (Скалозубовъ) и т. д. Въ тѣхъ случаяхъ, когда виды грибовъ, по отношенію къ которымъ велись наблюденія, опредѣлены точно и сортовая номенклатура сопровождалась хотя бы указаніемъ ботаническихъ видовъ, и слѣдовательно наблюденія сравнимы съ другими наблюденіями, видно, что характеристика сортовъ пшеницъ по устойчивости къ бурой и желтой ржавчинамъ совершенно сходна для самыхъ различныхъ по климату и почвѣ районовъ.

Всѣ эти многочисленные факты сходства характеристикъ однихъ и тѣхъ же сортовъ въ совершенно различныхъ по климату и почвѣ и географически весьма отдаленныхъ районахъ свидѣтельствуютъ, вопреки распространеннымъ въ фитопатологической литературѣ взглядамъ, о необыкновенной стойкости иммунитета и совершенно не соотвѣтствуютъ вышеприведеннымъ утвержденіямъ Комеса.

Различія въ спеціализаціи біологическихъ видовъ Puccinia graminis въ разныхъ странахъ.

Нѣкоторымъ противорѣчіемъ вышеприведеннымъ фактамъ, какъ будто, является различіе въ спеціализаціи по хозяевамъ, констатированное въ разныхъ странахъ для отдѣльныхъ біологическихъ видовъ линейной ржавчины—Puccinia graminis. Такъ, напр., въ то время, какъ въ Россіи, по даннымъ А. А. Ячевскаго, P. graminis f. sp. avenae не заражаетъ Dactylis glomerata,—въ опытахъ Eriksson'a и Carleton'a въ Швеціи и въ С. Америкѣ наблюдалось обратное; или, напр., по даннымъ Eriksson'a для Швеціи и Carleton'a и Stakman'a для С. Америки, f. sp. secalis можетъ паразитировать на ячменѣ; въ Россіи, по опытамъ Ячевскаго, эта форма не заражала ячмень (78.44); forma sp. tritici въ Швеціи и въ Индіи, по даннымъ Butler'a (26) только въ слабой степени заражаетъ ячмень, въ С. Америкѣ, по даннымъ Carleton'a (27) и Stakman'a (177) и въ Южной Африкѣ, по даннымъ Evans'a (47) ячмень легко заражается этой формой гриба. Въ Южной Америкѣ, въ Уругваѣ, Gassner нашелъ, что съ пшеницы P. graminis можетъ переходить на ячмень, Lolium, Dactylis glomerata и Alopecurus pratensis (63, 64). Mac Alpine (119) нашелъ, что линейная ржавчина пшеницы, въ Европѣ переходящая свободно съ пшеницы на барбарисъ, въ Австраліи, несмотря на многочисленныя попытки зараженія базидіоспорами видовъ барбариса, выписанныхъ изъ Европы, не развивала эцидіальную стадію.

Факты эти, однако, говорятъ скорѣе объ измѣненіи самихъ паразитовъ, чѣмъ объ измѣненіи иммунитета растеній. Возможно, что различіе въ реакціяхъ паразитовъ въ разныхъ странахъ обусловливается даже не измѣненіемъ физіологическихъ свойствъ гриба, а тѣмъ, что одинъ и тотъ же біологическій видъ гриба представленъ нѣсколькими расами, болѣе или менѣе различающимися въ ихъ спеціализаціи по хозяевамъ; расовый же составъ можетъ быть неодинаковымъ въ разныхъ странахъ. Предположеніе это весьма правдоподобно въ отношеніи біологическихъ видовъ Puccinia graminis, такъ какъ Freeman'y и Johnson'y удалось доказать, что двѣ различныхъ по спеціализаціи расы Puccinia graminis, внѣшне не отличимыя, могутъ жить на одномъ и томъ же злакѣ (60, стр. 75); по изслѣдованіямъ Stakman'a и Piemeisel (178), на ржи и ячменѣ могутъ жить одновременно даже 3—4 расы P. graminis, внѣшне не различимыя. Это предположеніе подкрѣпляется и современными представленіями о полиморфизмѣ видовъ. Но, конечно, опредѣленно вопросъ можетъ быть рѣшенъ только путемъ опытовъ съ чистыми культурами гриба.

Gassner (63, 64) указываетъ, какъ на одну изъ причинъ несовпаденія данныхъ по спеціализаціи біологическихъ видовъ P. graminis въ разныхъ странахъ, на различіе въ стадіяхъ развитія растеній, въ которыя производилось зараженіе различными изслѣдователями; наблюденія самого Gassner'a въ Ю. Америкѣ выяснили громадное значеніе для зараженія растеній, въ какую стадію развитія производится инфекція: одни и тѣ же растенія, иммунныя въ начальныхъ стадіяхъ развитія, могутъ заражаться въ болѣе позднихъ стадіяхъ.

У другихъ видовъ ржавчины, паразитирующихъ на пшеницѣ и другихъ хлѣбныхъ злакахъ, такихъ различій въ специализаціи по хозяевамъ, несмотря на специальныя изслѣдованія въ этомъ направленіи, не обнаружено.

Измѣненіе реакціи растеній къ паразитамъ въ зависимости отъ условій среды.

Со временъ Либиха распространено мнѣніе, что химизмъ почвы и составъ вносимаго въ почву удобренія играютъ существенную роль въ повышеніи или пониженіи воспріимчивости растеній къ заболѣваніямъ: принято считать, что азотистое удобреніе вызываетъ повышенную заболѣваемость растеній инфекціонными болѣзнями, фосфорно-кислыя удобренія, наоборотъ, дѣлаютъ растенія болѣе стойкими къ заболѣваніямъ. Влажность почвы, воздуха и другіе элементы климата, играющіе роль въ развитіи эпидемій ржавчины и другихъ грибовъ обычно также признаются факторами, обусловливающими пониженіе или повышеніе воспріимчивости растеній къ пораженію паразитическими грибами. Литература о факторахъ, способствующихъ развитію эпидемій, отчасти сведена Eriksson'омъ и Henning'омъ (42), Soraner'омъ (174a) и въ вышеуказанной книгѣ Комеса.

Вліяніе среды на развитіе паразита на растеніи можетъ быть или прямымъ или косвеннымъ, можетъ сказываться непосредственно на грибѣ или воздѣйствовать на него посредствомъ растенія. Различіе между прямымъ и косвеннымъ вліяніемъ среды можно видѣть на слѣдующемъ примѣрѣ: въ обыкновенномъ вегетаціонномъ домикѣ, гдѣ растенія выращиваются въ сосудахъ и поливка происходитъ при помощи трубокъ снизу, ржавчина обычно на злакахъ не развивается. Если искусственно нанести на растенія въ вегетаціонномъ домикѣ большое количество споръ гриба, то и въ этомъ случаѣ не удается вызвать не только эпидеміи, но даже слабаго развитія ржавчины, если не принять особыхъ мѣръ, напр., покрыть зараженныя растенія стеклянными колпаками, создать влажную атмосферу и т. п. Объясняется это тѣмъ, что для развитія ржавчины нужна влажная атмосфера и роса, чего въ вегетаціонномъ домикѣ обычно не бываетъ, благодаря сильному нагрѣванію солнцемъ, и росы обыкновенно совершенно не бываетъ. Отсутствіе заболѣванія обусловливается въ данномъ случаѣ преимущественно прямымъ вліяніемъ внѣшнихъ условій на грибъ и не связано съ измѣненіемъ реакціи самого растенія: никакого пониженія воспріимчивости со стороны растенія въ этомъ случаѣ нѣтъ, что легко доказать: стоитъ лишь вынести сосуды съ растеніями на волю и помѣстить ихъ въ полѣ рядомъ съ растеніями, зараженными ржавчиной; обыкновенно ржавчина быстро развивается въ такихъ условіяхъ и на растеніяхъ, выросшихъ въ вегетаціонномъ домикѣ[1]).

---

[1]) Напр. ржавчина развивается на злакахъ и въ вегетаціонномъ домикѣ это было напр., въ Москвѣ въ исключительно сыромъ 1918 г.

Но возможенъ, конечно, и обратный случай, когда факторы среды воздѣйствуютъ на растенія, повышая или понижая ихъ воспріимчивость, и вліяніе ихъ на развитіе гриба въ этомъ случаѣ явится косвеннымъ, дѣйствующимъ посредствомъ растенія.

Обычно вліяніе факторовъ среды на паразитовъ не расчленяется отъ вліянія ихъ на растенія и, какъ увидимъ, такое расчлененіе дѣйствительно является затруднительнымъ. Насъ интересуетъ здѣсь исключительно вліяніе среды на измѣненіе иммунитета въ растеніи, что касается прямого воздѣйствія среды на развитіе грибовъ, то его изученіе входитъ въ задачу этіологіи грибовъ и прямого отношенія къ явленіямъ иммунитета не имѣетъ.

Вліяніе отдѣльныхъ факторовъ среды на имунитетъ растеній изучено очень мало. Гораздо лучше изученъ въ этомъ отношеніи иммунитетъ животныхъ. Для растеній изслѣдовано главнымъ образомъ вліяніе разнаго рода удобренія; дѣйствіе другихъ факторовъ среды, какъ температуры и влажности воздуха, условій освѣщенія и другихъ аналогичныхъ факторовъ менѣе поддается изученію, такъ какъ эти факторы дѣйствуютъ одновременно и на растеніе и на паразитовъ. Комесъ и нѣкоторые другіе авторы совершенно опредѣленно высказываются о роли высокой температуры въ повышеніи воспріимчивости къ заболѣваніямъ и ссылаются на факты большей поражаемости растеній въ жаркихъ странахъ и при перенесеніи растеній изъ холоднаго климата въ теплые районы. Наблюденія эти, даже въ томъ случаѣ, если бы они были точны (выше мы привели рядъ наблюденій, противорѣчащихъ утвержденію Комеса), еще не доказываютъ, что большая поражаемость въ этихъ случаяхъ обусловливалась измѣненіемъ иммунитета растеній; высокая температура можетъ дѣйствовать и непосредственно на паразитовъ и способствовать развитію эпидемій. Изъ физіологіи грибовъ хорошо извѣстно, что повышеніе температуры до извѣстнаго предѣла дѣйствуетъ благопріятно на развитіе грибовъ, безотносительно къ хозяину.

Удобреніе и иммунитетъ.

Удобреніе, въ особенности минеральное, при внесеніи въ почву дѣйствуетъ непосредственно на само растеніе, и поэтому является факторомъ, весьма удобнымъ для изученія дѣйствія условій среды на иммунитетъ. Но и по вопросу о роли удобренія въ измѣненіи иммунитета къ инфекціоннымъ заболѣваніямъ (въ особенности физіологическаго) приходится встрѣчаться съ совершенно противоположными взглядами.

Еще въ 1863 году Либихъ въ Мюнхенской Академіи Наукъ указывалъ на роль азотистыхъ удобреній въ пониженіи устойчивости растеній къ заболѣваніямъ и подчеркивалъ благопріятное дѣйствіе фосфорнокислыхъ солей, ссылаясь и на свои наблюденія съ картофелемъ: въ его опытахъ картофель, удобренный фосфорнокислой известью и солями калія проявилъ себя устойчивымъ къ заболѣваніямъ (форма заболѣванія Либихомъ не указана), тогда какъ картофель, удобренный перегноемъ

и сѣрнокислымъ аммоніемъ, подвергся заболѣванію. Наблюденія Либиха были повторены неоднократно, и это положеніе вошло во многія руководства по фитопатологіи и земледѣлію. Дѣйствіе удобренія на иммунитетъ было спеціально изслѣдовано Laurent'омъ (114) и Spinks'омъ (175), а также подробно разобрано въ книгѣ Комеса (l. c.), основныя положенія которой приведены въ началѣ этой главы. Комесъ придаетъ значеніе не только фосфорнокислому и азотнокислому удобреніямъ, но и другимъ видамъ удобренія, извести и сульфатамъ: но выводамъ Комеса относительно роли сульфатовъ въ пониженіи воспріимчивости противорѣчатъ наблюденія Spinks'а (175). Значеніе фосфорнокислыхъ солей въ повышеніи иммунитета растеній представляется Комесу настолько существеннымъ, что онъ предлагаетъ примѣнять ихъ въ широкомъ масштабѣ какъ профилактическую мѣру въ борьбѣ съ растительными паразитами.

Наряду съ положительными данными о роли удобренія и химизма почвы имѣется не мало совершенно обратныхъ данныхъ, отрицающихъ воздѣйствіе химизма субстрата на иммунитетъ растеній. Такъ, Stakman въ С. Америкѣ, поставивъ рядъ опытовъ съ различными удобреніями и разными сортами пшеницы, искусственно заражавшимися линейной ржавчиной, нашелъ, что ни большія количества азотистыхъ удобреній, ни фосфорнокислыя соли не могли измѣнить реакціи растеній по отношенію къ этому грибу (177). Delacroix и Maublanc въ руководствѣ по болѣзнямъ растеній (39) пишутъ: L'influence de la nature chimique du sol et des engrais est peu marqué sur le developement des rouilles (стр. 158).

«Avec la meilleure volonté du monde,—пишетъ и проф. Geneste, сравнивавшій вліяніе различныхъ удобреній,—il m'est impossible de dire si l'azote, l'acide phosphorique ou la potasse exercent une action quelconque sur le developement de la maladie» (57, стр. 91).

Аналогичное мнѣніе высказывалось еще въ 1893 году H. Vilmorin'омъ въ его работѣ о ржавчинѣ пшеницъ: «Ni les façons données à la terre, ni les engrais appliqués à la culture n'ont par eux mêmes, quoiqu'on en ait dit, d'action déterminante sur l'invasion plus ou moins violante de la rouille, si ce n'est en tant qu'ils peuvent hâter ou retarder la végétation du blé» (196, стр. 48).

Особенно подробно изслѣдовалъ этотъ вопросъ Gassner (64), и съ методологической стороны его работа заслуживаетъ большого вниманія. На основаніи многочисленныхъ опытовъ съ хлѣбными злаками, заражавшимися различными видами ржавчины, онъ пришелъ къ выводу, что удобренія не вліяютъ на иммунитетъ растеній. «Als Gesamtergebniss der bisher mitgeteilten Düngungsversuche ist: festzustellen, dass trotz der deutlichen Düngwirkung, insbesondere der Phosphorsäuredüngung, Unterschiede des Rostbefalls der Pflanzen nicht beobachtet wurden», (стр. 597—598), и дальше, заканчивая главу о вліяніи почвы и удобреній: «Eine wirkliche Schutzwirkung der Phosphorsäuredüngung existiert also nicht. Ebensowenig wurde beobachtet, dass starke N-Düngung rostfördernd wirkte, oder dass die auf N-armen Boden kultivierten Pflanzen weniger

unter Rost litten» (стр. 608). G. Spinks (175), не отрицая возможности пониженія воспріимчивости растеній подъ вліяніемъ соотвѣтствующихъ удобреній, указываетъ, тѣмъ не менѣе, что иммунные сорта пшеницъ сохраняютъ свой иммунитетъ даже при усиленномъ азотистомъ удобреніи.

«A variety of wheat almost immune to disease, резюмируетъ онъ свои наблюденія надъ сортомъ Little Joss,—tends to retain its immunity even when supplied with excess of nitrogenous food-material» (стр. 247).

Въ «Матеріалахъ» (85) мы привели рядъ опытовъ въ вегетаціонномъ домикѣ и въ полевыхъ условіяхъ съ многочисленными сортами пшеницъ, различавшихся по степени устойчивости къ мучнистой росѣ и бурой ржавчинѣ, и пришли къ заключенію, что иммунитетъ сортовъ и даже небольшія различія въ степени устойчивости остаются неизмѣнными при различныхъ условіяхъ удобренія. Въ 1915 и 1917 г.г. мы продолжили свои опыты по этому вопросу, введя въ испытаніе новую серію сортовъ пшеницы и овса, различавшихся по устойчивости къ бурой, желтой и корончатой ржавчинѣ.

ОПЫТЪ 1.

13 чисто-линейныхъ сортовъ яровой пшеницы, различавшихся по устойчивости къ бурой и желтой ржавчинѣ—Puccinia triticina Erikss. и P. glumarum Eriks. были высѣяны одновременно на выровненномъ участкѣ Московской Селекціонной Станціи дѣлянками размѣромъ около 2-хъ кв. арш. каждая, двумя полосами, при чемъ каждый сортъ повторялся въ той и другой полосѣ. Первая полоса осталась неудобренной, другая была удобрена чилійской селитрой по разсчету 50 пудовъ на десятину, при чемъ селитра вносилась въ два пріема при посѣвѣ и послѣ выхода въ трубку. Участокъ былъ расположенъ рядомъ съ посѣвами воспріимчивыхъ сортовъ озимой пшеницы и наравнѣ съ остальными участками пшеницы въ 1915 году былъ сильно пораженъ бурой ржавчиной, ежегодно развивающейся въ большомъ количествѣ на яровой пшеницѣ въ Московской губерніи. Сравнительно много было на опытныхъ дѣлянкахъ въ 1915 году и желтой ржавчины (P. glumarum).

Отмѣтки поражаемости сортовъ велись по принятой нами 4-хъ бальной шкалѣ съ обозначеніемъ цифрой —4 наибольшей поражаемости, 1—наименьшей; 0—обозначаетъ полное отсутствіе грибныхъ пустулъ на растеніяхъ (подробное описаніе шкалы отмѣтокъ приведено въ 1-ой гл.). Для большей объективности отмѣтки ставились одновременно разными лицами и свѣрялись. Различія въ степени пораженности по 4-хъ бальной шкалѣ выражены настолько ясно, что индивидуальность наблюдателя не имѣетъ большого значенія. Въ нижеслѣдующей таблицѣ приведена сводка наблюденій надъ этими 13-ю сортами пшеницы.

Таб. 7.

№№ сортовъ.	Названіе ботанической разновидности: The botanical variety:	Отмѣтка поражаемости. Puccinia triticina. Полоса 1. Неудобренная Without manure.	Отмѣтка поражаемости. Puccinia triticina. Полоса 2. Удобренная NaNO3.	Отмѣтка поражаемости. Puccinia glumarum *). Полоса 1. Неудобренная Without manure.	Отмѣтка поражаемости. Puccinia glumarum *). Полоса 2. Удобренная NaNO3.
173	Triticum vulgare var. fuliginosum Al	2	2½	—	—
134	» » » lutescens Al	4	4	—	—
2356	» » » erythrospermum Kcke.	2	2	3½	3½
139	» » » »	2	2	2	2½
2406	» » » ferrugineum Al.	2	2	3½	3½
Л—2406	» » » »	4	4	—	—
4	» » » »	4	4	—	—
2989	» dicoccum var. farrum Bayle	—	—	4	4
84	» » rufum Schüb.	1	1	1	1
81	» monococcum var. flavescens Kcke.	0	0	0	0
01	» » » vulgare Kcke.	0	0	0	0
80	» durum var. affine Kcke.	1	1	—	—
76	» » » leucomelan Al.	2	2	2	2

Какъ показываетъ таблица 7, отмѣтки поражаемости бурой и желтой ржавчиной для однихъ и тѣхъ же сортовъ на удобренной селитрой и неудобренной полосахъ были почти одинаковы. Устойчивыя формы остались таковыми и по усиленному азотистому удобренію. Различія въ поражаемости, если таковыя и наблюдались, не превышали полбалла по нашей шкалѣ. Внѣшне удобренныя дѣлянки отличались замѣтно отъ неудобренныхъ и по окраскѣ листвы, и по болѣе интенсивному росту.

ОПЫТЪ 2.

Въ 1915 г. такой же опытъ былъ поставленъ съ 12-ю чисто-линейными сортами овса, различавшимися по нашимъ прежнимъ наблюденіямъ по устойчивости къ корончатой ржавчинѣ—Puccinia coronifera Kleb. Какъ и въ опытѣ № 7, одна полоса была удобрена чилійской селитрой по разсчету 60 пудовъ на десятину (въ два пріема), другая полоса осталась неудобренной. Корончатая ржавчина въ этомъ году развилась въ значительномъ количествѣ и дѣлянки были сильно поражены ею, такъ же, какъ и сосѣдніе съ ними селекціонные участки воспріимчивыхъ къ этой ржавчинѣ сортовъ овса. Отмѣтки поражаемости ставились, какъ и въ предыдущемъ опытѣ. Данныя опыта сведены въ 8-й таблицѣ.

*) Puccinia glumarum развилась сравнительно менѣе равномѣрно на дѣлянкахъ, поэтому для 5 сортовъ не удалось опредѣлить точно степени пораженности.

Таб. 8.

№№ сортовъ.	Названіе ботанической разновидности. The botanical variety.	Отмѣтка поражаемости. — Puccinia coronifera. Полоса 1. Удобренная $NaNO_3$.	Полоса 2. Неудобренная Without manure.
331	Avena diffusa var. mutica Al.	4	4
315	» » » trisperma Schübl.	4	4
4021	» » » aurea Kcke.	4	4
A— 307	» » » brunnea Kcke.	$2^1/_2$	3
D— 311	» » » » »	2	$1^1/_2$
A— 321	» » » » »	3	3
A—4113	» » » montana Al.	4	4
A— 329	» orientalis var. obtusata Al.	4	4
A— 14	» strigosa Schreb.	2	2
A— 13	» brevis Roth.	1	1
03	» fatua L.	4	4
4159	» nuda var. biaristata Asch. et Gr.	$2^1/_2$	$2^1/_2$

8-я таблица показываетъ, что, какъ въ предыдущемъ опытѣ, дѣлянки иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ, удобренныя селитрой, не отличались сколько-нибудь замѣтно по пораженію корончатой ржавчиной отъ неудобренныхъ дѣлянокъ, т.-е. иммунитетъ устойчивыхъ сортовъ остался неизмѣннымъ.

Помимо вліянія на иммунитетъ азотистыхъ, фосфорнокислыхъ и калійныхъ солей, нѣкоторые авторы отмѣчаютъ также дѣйствіе и другихъ солей, не имѣющихъ существеннаго значенія въ питаніи растеній. Такъ, Spinks (175), наблюдая на Вобурнской (Woburn) станціи опыты съ воздѣйствіемъ различныхъ солей на растенія, нашелъ, что соли литія, какъ фосфорнокислыя и углекислыя, такъ и азотнокислыя, внесенныя въ почву въ небольшомъ количествѣ (0,001—0,003%), вызывали у воспріимчиваго сорта пшеницы рѣзкое повышеніе устойчивости къ мучнистой росѣ; азотнокислыя же соли свинца и цинка, внесенныя въ почву въ нѣсколько бо́льшемъ количествѣ (0,01—0,03%), по наблюденіямъ Spinks'а сильно повышали воспріимчивость пшеницы къ этому заболѣванію.

Но опыты Spinks'а методологически далеко не безупречны; такъ, по отношенію къ азотнокислому литію приводимыя имъ данныя для трехъ сосудовъ противорѣчивы, число контрольныхъ сосудовъ было недостаточнымъ; не принималось мѣръ для равномѣрнаго зараженія растеній, тогда какъ въ вегетаціонныхъ домикахъ распространеніе инфекціи мучнистой росы идетъ обычно весьма неравномѣрно. Самые опыты носили случайный характеръ, такъ какъ въ началѣ имъ ставились другія задачи. Поэтому въ 1915 и 1917 гг. нами былъ поставленъ рядъ опытовъ для провѣрки положеній Spinks'а.

ОПЫТЪ 3.

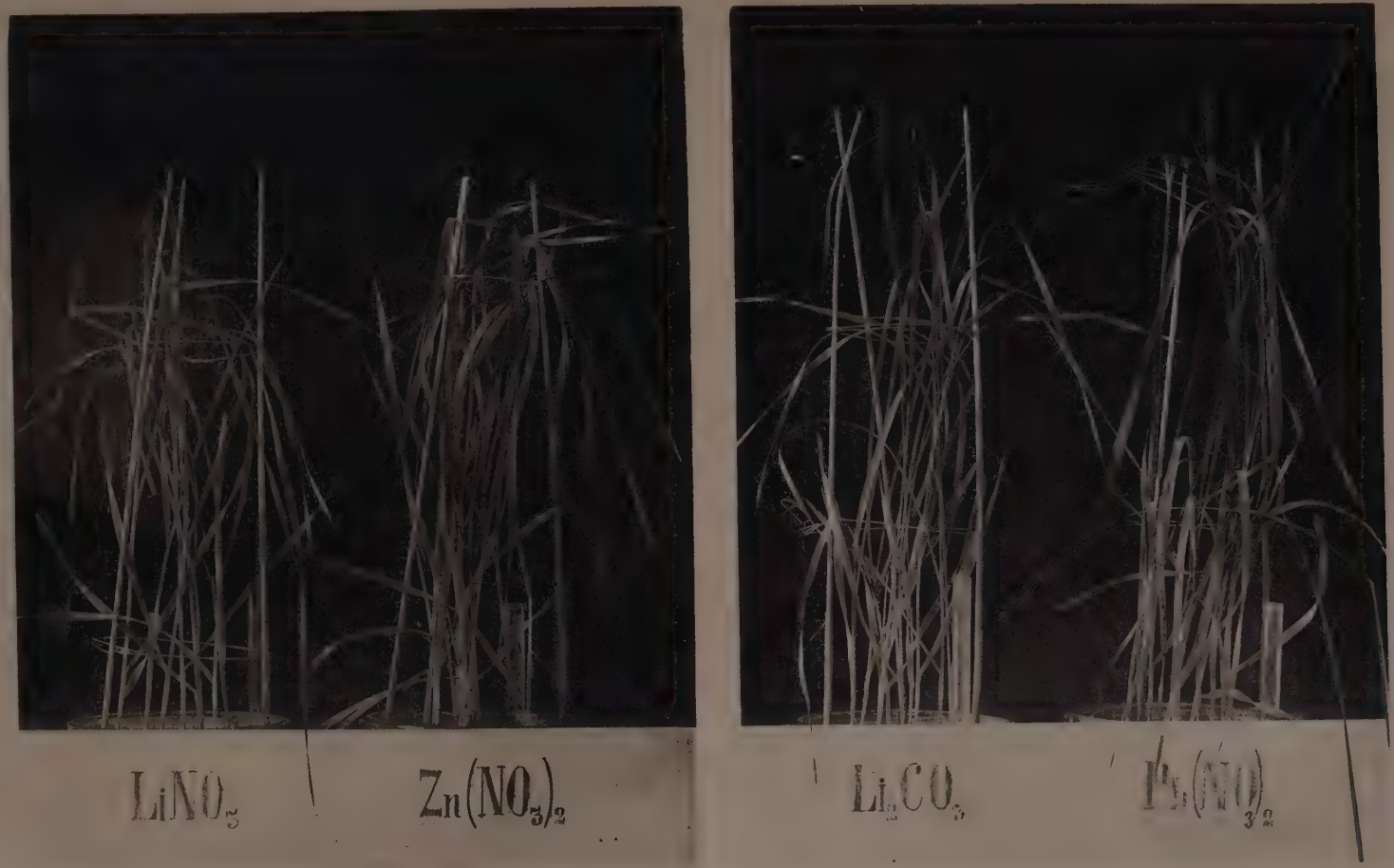
Вліяніе солей K, Li, Zn и Pb на воспріимчивость пшеницы къ мучнистой росѣ.

Для опыта были взяты два чисто-линейныхъ сорта яровой мягкой пшеницы, воспріимчивой къ мучнистой росѣ; растенія выращивались въ стеклянныхъ сосудахъ. Соли вносились въ растворахъ, частью въ почву (суглинокъ Петровско-Разумовскаго), частью въ песчаную культуру, въ которую вмѣстѣ съ испытываемой солью вносилась половина нормальной Гельригелевой смѣси, по разсчету на клгр. абсолютно сухого промытаго соляной кислотой песка. Половина нормальной смѣси вносилась потому, что растенія не доводились до созрѣванія и было нежелательно вносить избытокъ удобренія, чтобы не затемнять дѣйствіе испытуемаго реагента. Нормы солей вносились въ пропорціяхъ, приводимыхъ въ опытахъ Spinks'а. Въ каждомъ сосудѣ выращивалось по 7—8 растеній. Поливка производилась по вѣсу, придерживаясь 60% отъ полной влагоемкости почвы.

Для равномѣрности зараженія, что наиболѣе трудно достижимо въ подобнаго рода опытахъ [1]), всѣ растенія заражались мучнистой росой прежде всего путемъ опрыскиванія изъ пульверизатора водой, въ которой были разболтаны въ большомъ количествѣ зрѣлыя конидіи мучнистой росы, спеціально разведенной передъ опытомъ на воспріимчивыхъ сортахъ пшеницы. Конидіи, кромѣ того, наносились на тѣ же растенія при помощи скальпеля и стряхиваньемъ ихъ съ листьевъ пшеницы, сильно пораженныхъ мучнистой росой. Первое зараженіе было сдѣлано при появленіи второго листика и повторено черезъ два дня. Всѣ растенія послѣ зараженія немедленно покрывались стеклянными колпаками, въ верхней части которыхъ вкладывалась смоченная водой фильтровальная бумага, съ цѣлью создать влажную атмосферу, такъ какъ извѣстно, что мучнистая роса лучше развивается во влажныхъ условіяхъ. Колпаки приподнимались слегка черезъ два дня для доступа воздуха и совсѣмъ удалялись черезъ недѣлю послѣ того, какъ слѣды инфекціи обозначались ясно. Сосуды въ теченіе опыта все время переставлялись такимъ образомъ, чтобы незараженныя растенія стояли рядомъ съ пораженными. Для поддержанія влажной атмосферы рядомъ съ сосудами ставились противни съ водой. Каждый опытъ повторялся въ 5 сосудахъ (для двухъ сортовъ). Отмѣтки ставились по нашей 4-хъ бальной шкалѣ (цифра 4 обозначаетъ максимальное пораженіе), въ нѣсколько сроковъ, для большей объективности разными лицами; кромѣ того, различія въ пораженности были сфотографированы (см. приложенныя фототипіи). Посѣвъ былъ произведенъ 27 іюня 1915 года.

---

[1]) Spinks пользовался въ своихъ наблюденіяхъ естественной инфекціей растеній въ вегетаціонномъ домикѣ; попытки заразить искусственно равномѣрно растенія желтой разсчитной ему совершенно не удались и для своихъ наблюденій онъ воспользовался случайнымъ развитіемъ мучнистой росы на его опытныхъ растеніяхъ.



Фот. 3. Вліяніе солей Li, Pb и Zn на воспріимчивость пшеницы къ мучнистой росѣ—Erysiphe graminis D. C. при одинаковыхъ условіяхъ зараженія и при условіи внесенія солей въ почву. Растенія сфотографированы на 20-ый день послѣ посѣва. Опытное растеніе: яр. пшеница T. vulgare var. erythrospermum Kcke № 2382. Подробности въ таб. 9-ой и въ текстѣ.

The influence of Li, Pb and Zn on the susceptibility of wheat to mildew in soil conditions. For details see Tab. 9, p. 105.

Фот. 1. Вліяніе солей Li, Pb и Zn на воспріимчивость пшеницы къ мучнистой росѣ—Erysiphe graminis D. C. въ почвенныхъ условіяхъ, при одинаковыхъ условіяхъ зараженія. Растенія сфотографированы на 20-ый день послѣ посѣва. Опытное растеніе: яр. пшеница T. vulgare var. ferrugineum Al. № 124. Подробности въ таб. 10-ой въ текстѣ.

The influence of the salts of Li, Pb and Zn on the susceptibility of wheat to mildew. For details see Tab. 10, p. 106.

Фот. 2. Вліяніе солей Li, K, $Ca(NO_3)_2$ на воспріимчивость пшеницы къ мучнистой росѣ въ почвенныхъ условіяхъ. Растенія сняты на 20-ый день послѣ посѣва. Опытное растеніе: яр. пшеница T. vulgare var. ferrugineum Al. № 124. Подробности см. въ таб. 10-ой и въ текстѣ.
The influence of the salts of Li, K and $Ca(NO_3)_2$ on the susceptibility of wheat to mildew. For details see Tab. 10, p. 106.

Въ слѣдующихъ таблицахъ приводятся данныя наблюденій.

Таб. 9. Вліяніе солей Li, K, Pb и Zn на воспріимчивость пшеницы къ Erysiphe graminis DC.

Tab. 9. The influence of Li, K, Pb and Zn on the susceptibility of wheat to mildew.

Опытное растеніе: яровая пшеница T. vulgare var. erythrospermum Ecke. № 2382.
Experiment plant: spring wheat » » » » »

№ № сосудовъ. of pots.	Условія среды:	Отмѣтки поражаемости. Erysiphe graminis DC. The degree of disease.				Примѣчанія.
		9 VIII	16 VIII	27 VIII	9 IX	
1	Почва безъ удобренія. Soil without manure	4	4	4	4	
2	» » »	4	4	4	4	
3	» » »	3	3	4	4	
4	» +0.07% *) $Ca(NO_3)_2$	4	4	4	4	*) % отъ вѣса абсолютно сухой почвы.
5	» + » »	4	4	4	4	
6	» + » »	4	4	4	4	*) % from the weight of the absolute dried soil.
7	» +0.09% K_2SO_4	4	4	3	3	
8	» + » »	3	3	3	4	
9	» + » »	3	3	3	3	
10	» +0.003% $LiNO_3$	2,5	3	4	4	
11	» + » »	2	3	4	4	
12	» + » »	3	3	4	4	
13	» +0.003% Li_2CO_3	2,5	3	3,5	4	
14	» + » »	3	3	3	4	
15	» + » »	3	3	3	3,5	
16	» +0.003% Li_3PO_4	2	3	3,5	4	
17	» + » »	3	3	3	3	
18	» + » »	2	3	4	4	
19	» +0.03% $Zn(NO_3)_2$	4	4	4	—	27/VIII листва начала отмирать.
20	» + » »	2,5	3	4	4	9/IX въ двухъ сосудахъ растенія погибли.
21	» + » »	4	4	4	—	
22	» +0.03% $Pb(NO_3)_2$	4	4	4	—	27/VIII листва начала отмирать.
23	» + » »	4	4	4	—	9/IX растенія погибли.
24	» + » »	4	4	4	—	9/IX растенія погибли.

См. фотографіи къ этому опыту.

Erysiphe graminis DC.

wheat to mildew.

Опытное растеніе: яровая

№ № сосудовъ. of pots	Условія среды.	Степень поражения Erysiphe graminis DC. The degree of disease.				Примѣчанія.
		27/VIII	VIII 27/VIII	9/IX		
25	Почва безъ удобренія. Soil without manure	4	3	3	4	
26	» » »	3	3	3	4	
27	» —0,67% $Ca(NO_3)_2$	4	4	4	4	
28	» » » »	4	4	4	4	
29	» —0,69% K_2SO_4	3	4	3,5	4	
30	» — » »	4	3	3	3,5	
31	» —0,063% $LiNO_3$	2,5	4	4	4	
32	» — » »	2	3	4	4	
33	» —0,063% Li_2CO_3	3	4	3	3	
34						
35	— —0,063% Li_3PO_4	2,5	3	3	3,5	
36	— — » »	2,5	3		3	
37	» —0,65% $Zn(NO_3)_2$	4	4	4	—	27 VIII листва начала отмирать.
38	» — » » »	4	4	4	—	9 IX растенія погибли.
39	» —0,65% $Pb(NO_3)_2$	4	4	4	—	27 VIII листва начинаетъ отмирать:
40	» — » »	4	4	4	—	9/IX растенія погибли.

См. фотографіи къ этому опыту.

Табл. 11. Влияніе [illegible] на восприимчивость пшеницы [illegible]

Tab. 11. The influence of [illegible] on susceptibility of wheat [illegible]

[illegible] plant: Spring wheat [illegible]

№ № опытовъ.	Условія среды:	Отдѣлы восприимчивости. The degree of dise[illegible]			
		I	II	III	IV
41	Песокъ + $^1/_2$ нормальнаго удобренія. Sand + $^1/_2$ of the normal manure.	2	4	4	4
42	» » »	3	3.5	4	4
43	» + $^1/_2$ нор. уд. (nor. manure) + 0.07% $CaNO_3$	2	3.5	4	4
44	» + » » » »	3	4	4	4
45	» + » » + 0.003% $LiNO_3$	3	4	4	4
46	» + » » + » »	2.5	3	4	4
47	» + » » + 0.003% Li_3PO_4	3	3	4	4
48	» + » » + » »	3	4	4	4
49	» + » » + 0.003 Li_2CO_3	4	4	4	4

ОПЫТЪ 4.

Вліяніе $ZnNO_3$ на вліяніе иммунитета на мучнистой росѣ.

Въ 1917 г. въ дополненіе къ опыту N 3 [illegible] С. И. Терѣхиной, былъ поставленъ слѣдующій опытъ. Были [illegible] устойчивая на мучнистой росѣ въ обычныхъ условіяхъ культура Пшеница яровая—T. vulgare var. [illegible] Al. N 17 и въ качествѣ [illegible] контрольнаго сорта обыкновенная восприимчивая мягкая пшеница.—T. vulgare var. [illegible] Al. N 2500. И тотъ и другой сорта высѣвались въ сосудахъ въ почвѣ, удобренной азотнокислымъ цинкомъ по расчету 0.5 и 0.05%, отъ всей абсолютно сухой почвы. Азотнокислый цинкъ былъ выбранъ въ качествѣ реагента, такъ какъ, по даннымъ Spitta [illegible] онъ въ особенности сильно понижаетъ у пшеницъ устойчивость къ мучнистой росѣ. Всходы зараженались искусственно конидіями мучнистой росы съ восприимчивыхъ пшеничныхъ растеній, совершенно такъ, какъ и въ предыдущемъ опытѣ.

Въ слѣдующей таблицѣ сводныя данныя этого опыта.

Таб. 12. Вліяніе $Zn(NO_3)_2$ на иммунитетъ пшеницы къ мучнистой росѣ.

Tab. 12. The influence of $Zn(NO_3)_2$ on the immunity of wheat to mildew.

№№ сосудовъ of pots.	Опытное растеніе: Experiment plant:	Условія среды:	Отмѣтки поражаемости. Erysiphe graminis. The degree of disease. 22/VIII	31/VIII	3/IX
1	Иммунная «Персидская пшеница» Immune «Persian Wheat»	Почва Soil + 0.03% $Zn(NO_3)_2$	0	0	0
2	» » »	» + » »	0	0	0
3	» » »	» + » »	0	0	0
4	» » »	» + » »	0	0	0
5	» » »	» + 0.05% $Zn(NO_3)_2$	0	0	0
6	» » »	» + » »	0	0	0
7	» » »	» + » »	0	0	0
8	воспріимчивая пшеница № 2430 susceptible variety № 2430 v. ferrugineum Al.	» + 0.03% $Zn(NO_3)_2$	3	4	4
9	»	» + » »	2,5	4	4
10	»	» + 0.05% »	3	4	4

Посѣвъ 5/VIII 1917.

Т.-е. въ этомъ опытѣ иммунитетъ «Персидской пшеницы» остался совершенно неизмѣненнымъ при внесеніи въ субстратъ азотнокислаго цинка.

Данныя этихъ двухъ опытовъ (таб. 9, 10, 11 и 12) позволяютъ сдѣлать слѣдующіе выводы:

1) Устойчивые сорта сохраняютъ свой иммунитетъ даже при внесеніи въ почву тѣхъ солей, которыя указываются, какъ наиболѣе повышающія воспріимчивость растеній къ инфекціоннымъ заболѣваніямъ [$Zn(NO_3)_2$].

2) Воспріимчивость пшеницы къ мучнистой росѣ въ небольшой степени можетъ быть ослаблена, по крайней мѣрѣ въ первыя фазы развитія растеній, примѣненіемъ въ извѣстныхъ условіяхъ (въ нашемъ случаѣ при внесеніи въ почвенную культуру) различныхъ солей литія.

Первый выводъ подтверждаетъ данныя предыдущихъ двухъ опытовъ (№№ 1 и 2) съ сортами овса и пшеницы въ полевыхъ условіяхъ и результаты вегетаціонныхъ и полевыхъ опытовъ, приведенныхъ въ «Матеріалахъ» (1913).

Благопріятное дѣйствіе солей Li на воспріимчивость пшеницы ясно проявилось только въ почвенной культурѣ и не наблюдалось въ сколько-

нибудь замѣтной формѣ въ песчаныхъ культурахъ. При этомъ вліяніе Li обнаружилось только въ первыя фазы роста; при дальнѣйшихъ наблюденіяхъ надъ растеніями, приблизительно черезъ двѣ недѣли послѣ первыхъ отмѣтокъ, различія въ поражаемости между растеніями, удобренными и неудобренными литіемъ, совершенно сгладились. Но все же меньшая поражаемость растеній, удобренныхъ солями литія, по сравненію съ неудобренными и удобренными селитрой и азотнокислыми солями свинца и цинка была выражена настолько рѣзко, что могла быть передана фотографіей (см. приложенныя фотографіи). Вліяніе $Ca(NO_3)_2$ и K_2SO_4 выразилось не вполнѣ ясно. Азотнокислыя соли свинца и цинка въ почвенныхъ культурахъ, насколько можно было судить по первымъ отмѣткамъ поражаемости, способствовали повышенію воспріимчивости.

Не обобщая этого опыта, противъ широкаго обобщенія котораго говорятъ результаты другихъ опытовъ и данныя, выше приведенныя въ этой главѣ, можно считать, во всякомъ случаѣ, что этотъ опытъ, подтверждая наблюденія Spinks'a, показалъ, что **воспріимчивость растеній, слѣдовательно реакція самого растенія по отношенію къ паразитамъ, дѣйствительно можетъ быть понижена въ нѣкоторыхъ случаяхъ путемъ воздѣйствія среды на растеніе и въ принципѣ, поэтому не приходится отрицать возможности воздѣйствія химизма субстрата на физіологическій иммунитетъ.**

Дѣйствіе Li на растенія.

Сущность физіологическаго дѣйствія солей Li на воспріимчивость растеній къ паразитическимъ грибамъ не вполнѣ ясна, тѣмъ болѣе, что въ данномъ случаѣ вліяніе ихъ сказалось только въ почвенной культурѣ, выясненіе роли отдѣльныхъ факторовъ въ которой затруднено недостаточной опредѣленностью самого субстрата, явленіями поглотительной способности и т. д.

Литературныя данныя о вліяніи солей литія на растенія противорѣчивы, какъ и вообще относительно «возбудителей роста». Рѣшающее значеніе на дѣйствіе литія имѣютъ, повидимому, условія его примѣненія. Такъ, недавнія изслѣдованія Frerking'a [1]) показали, что положительное или отрицательное дѣйствіе солей литія зависитъ отъ присутствія кальція. Существенное значеніе имѣетъ также количество вносимаго въ субстратъ литія. Völcker, напр., нашелъ, что 0,003% литія дѣйствовало на ячмень, какъ ядъ; 0,001%, наоборотъ, усиливало ростъ растеній. Вліялъ ли Li въ нашемъ опытѣ непосредственно на клѣтки эпидермиса, соотвѣтственно измѣняя ихъ реакцію къ мучнистой росѣ или дѣйствовалъ черезъ посредство растенія задерживающимъ образомъ на развитіе гриба,—сказать трудно. Спектръ золы листьевъ растеній, удобренныхъ солями Li, далъ яркую литіевую полосу, которой почти не было замѣтно у растеній, неудобренныхъ Li. Полоса литія была обнаружена и въ спектрѣ золы

[1]) H. Frerking. Über die Giftwirkung der Lithiumsalze auf Pflanzen. Ber. Bd. 8, 1915. стр. 448—454.

конидій мучнистой росы, собранныхъ съ растеній, удобренныхъ Li; но полоса была не рѣзкая и, кромѣ того, при собираніи конидіоспоръ трудно было устранить возможность взятія вмѣстѣ со спорами и частей листового эпидермиса. Изслѣдовать непосредственно дѣйствіе солей Li на мучнистую росу въ настоящее время не представляется возможнымъ, такъ какъ до сихъ поръ не удалось культивировать этотъ грибъ на искусственныхъ средахъ.

Влажность почвы и иммунитетъ.

Относительно вліянія на иммунитетъ растеній другихъ факторовъ, какъ влажность воздуха, почвы, температура, свѣтъ, данныхъ очень мало или они мало убѣдительны, такъ какъ въ изслѣдованіяхъ обычно не расчленяется воздѣйствіе факторовъ среды на измѣненіе реакціи самого растенія отъ ихъ воздѣйствія непосредственно на паразитовъ (см., напр., Comes 31, 32).

Опыты Rivera (154, 155), разсмотрѣнные во 2-й главѣ, указываютъ все же на возможность пониженія воспріимчивости подъ вліяніемъ этихъ факторовъ. Повышая тургоръ клѣтокъ растеній усиленной поливкой, Rivera удавалось сдѣлать сорта пшеницы и сѣянцы дуба менѣе воспріимчивыми къ мучнистой росѣ (Erisiphe graminis и Oidium). Данныя Rivera подтверждаются отчасти и нашими наблюденіями въ вегетаціонномъ домикѣ надъ сортами пшеницы, воспріимчивыми къ мучнистой росѣ: зараженіе этимъ грибомъ происходитъ скорѣе, если пшеницу культивировать при влажности, не превышающей 30—60% отъ полной влагоемкости почвы.

Rivera наблюдалъ также, что сѣянцы дуба, воспріимчивые къ Oidium, выдержанные нѣкоторое время въ синемъ свѣтѣ, поражались этимъ грибомъ сильнѣе, чѣмъ растенія, рослія при нормальномъ освѣщеніи (155).

Reed нашелъ, что зараженіе злаковъ мучнистой росой идетъ лучше въ тѣни, чѣмъ на свѣту; при сильномъ солнечномъ освѣщеніи не заражались даже самыя воспріимчивыя формы (151). Но, повидимому, свѣтъ дѣйствовалъ въ этомъ случаѣ задерживающимъ образомъ на прорастаніе конидій.

Возрастъ и иммунитетъ.

На возможность измѣненія физіологическаго иммунитета подъ вліяніемъ тѣхъ или иныхъ условій температуры, освѣщенія и влажности указываютъ факты зависимости развитія нѣкоторыхъ паразитическихъ грибовъ отъ возраста и стадіи развитія растеній. Какъ и въ патологіи животныхъ, въ фитопатологіи можно различать болѣзни «старческія» и «дѣтскія». Къ числу первыхъ у хлѣбныхъ злаковъ относится, напр., пораженіе линейной ржавчиной—Puccinia graminis Pers., которая поражаетъ главнымъ образомъ взрослыя растенія, незадолго до созрѣванія. Молодыя растеньица злаковъ, воспріимчивыхъ къ этому грибу, не заражаются совсѣмъ или заражаются слабо, даже при искусственномъ зараженіи этимъ грибомъ (Gassner, 64). Наоборотъ, мучнистая роса

Erysiphe graminis DC. или Fusarium nivale Ces. поражаютъ главнымъ образомъ молодыя растенія. Schaffnit (166) показалъ опытами, что ржаныя растенія во взрослomъ состояніи обладаютъ иммунитетомъ къ Fusarium nivale. Triticum monococcum, совершенно устойчивая къ желтой ржавчинѣ—P. glumarum, во взрослomъ состояніи, по нашимъ наблюденіямъ въ Англіи, можетъ быть въ слабой степени поражена этимъ грибомъ въ началѣ развитія. Такимъ образомъ, по отношенію къ этимъ заболѣваніямъ иммунитетъ мѣняется въ связи съ возрастомъ растеній. Фазы же развитія растеній подвержены вліянію внѣшнихъ условій какъ показываютъ, напр., опыты Клебса: отсюда a priori мыслимо косвенное воздѣйствіе условій среды—влажности, тепла и свѣта на измѣненіе реакцій растеній къ паразитическимъ грибамъ, въ смыслѣ усиленія или ослабленія ихъ.

Измѣнчивость механическаго иммунитета

Наконецъ, температура и влажность воздуха, несомнѣнно, оказываютъ вліяніе на иммунитетъ, обусловленный механическими особенностями строенія органовъ растеній, поскольку эти факторы вліяютъ на структуру тканей и органовъ. Вообще можно считать, что наиболѣе податливымъ вліянію различныхъ условій среды является иммунитетъ, который мы предложили во второй главѣ назвать механическимъ и пассивнымъ, для котораго характерной чертой является его относительность и измѣнчивость. Въ особенности подверженъ дѣйствію внѣшнихъ условій механическій иммунитетъ, связанный съ особенностями цвѣтенія. Затяжные дожди и холодная погода нерѣдко обусловливаютъ у хлѣбныхъ злаковъ растянутое открытое цвѣтеніе и способствуютъ зараженію видами грибовъ, поражающихъ завязи. Этимъ объясняется сильное поражеліе въ нѣкоторые годы пшеницы спорыньей; условіями погоды объясняются различія въ пораженіи воспріимчивыхъ сортовъ овса въ разные годы даже при равномѣрномъ искусственномъ заражеліи.

Причины противорѣчій во взглядахъ относительно измѣнчивости иммунитета.

Разногласія относительно роли внѣшнихъ условій въ измѣненіи иммунитета растеній обусловливаются нѣсколькими причинами, если даже не останавливаться на неточности многихъ старыхъ и новыхъ наблюденій, въ которыхъ часто не учитывались видовыя различія паразитовъ, сортовая однородность опытныхъ растеній и т. д.

Во-первыхъ, авторы большей частью не расчленяли «физіологическаго» иммунитета отъ явленій, обусловленныхъ механическими особенностями въ строеніи растеній и слишкомъ обобщали свои наблюденія (Comes, Sorauer и др.).

Вторая причина разногласій заключается въ смѣшеніи видимой внѣшней заболѣваемости растеній съ внутреннимъ измѣненіемъ реакціи самаго растенія, и смѣшеніе воздѣйствія среды на клѣтки самаго хозяина-растенія съ воздѣйствіемъ ея на паразита. Этимъ объясняется, очевидно, разнорѣчіе по вопросу о роли удобренія. Азотнокислыя удобренія обычно вызываютъ усиленное развитіе вегетативныхъ органовъ,

повышенную кустистость злаковъ и въ условіяхъ умѣреннаго климата нерѣдко затягиваютъ вегетаціонный періодъ. Растенія, удобренныя азотомъ, въ силу этого подвергаются инфекціи болѣе продолжительное время; способствуетъ инфекціи и увеличеніе поверхности вегетативныхъ органовъ, обусловливая большую площадь соприкосновенія паразита съ растеніемъ. Поэтому иногда, при нѣкоторомъ сочетаніи условій погоды (но далеко не всегда, какъ показываютъ наши опыты, наблюденія Gassner'a и друг.) растенія, удобренныя азотомъ, дѣйствительно внѣшне выглядятъ болѣе пораженными ржавчиной и мучнистой росой, чѣмъ растущія рядомъ растенія, неудобренныя азотомъ. Ни о какомъ измѣненіи иммунитета растеній говорить при этомъ, однако, не приходится, такъ какъ бо́льшее пораженіе обусловлено въ данномъ случаѣ исключительно болѣе благопріятными условіями для развитія грибовъ.

При примѣненіи фосфорнокислыхъ удобреній въ нѣкоторыхъ случаяхъ возможно ускореніе вегетаціи и созрѣванія, особенно по сравненію съ азотистымъ удобреніемъ, и тѣмъ самымъ можетъ быть сокращенъ періодъ инфекціи, и растенія иногда могутъ уйти отъ заразы и менѣе пострадать отъ заболѣванія, чѣмъ сосѣднія съ ними растенія съ растянутымъ вегетаціоннымъ періодомъ, но и здѣсь нѣтъ никакихъ основаній утверждать, что измѣнилась реакція самаго растенія по отношенію къ инфекціи. Иногда вліяніе удобренія, не измѣняя реакціи растенія, можетъ способствовать инфекціи и инымъ путемъ. Такъ, усиленное азотистое удобреніе у картофеля часто сопровождается усиленнымъ ростомъ клубней и въ связи съ увеличеніемъ размѣра клубней часто наблюдается сильное растрескиваніе ихъ. Образованіе трещинъ является факторомъ, способствующимъ инфекціи клубней различными бактеріями. Возможно, что такимъ образомъ объясняется вышеприведенное наблюденіе Либиха надъ повышеніемъ заболѣваемости картофеля по азотистому удобренію.

Въ большинствѣ случаевъ авторы, устанавливающіе измѣняемость физіологическаго иммунитета, экспериментировали исключительно съ воспріимчивыми сортами, между тѣмъ для установленія пластичности иммунитета гораздо убѣдительнѣе были бы опыты съ превращеніемъ устойчивыхъ растеній въ воспріимчивые. Вводя въ свои опыты сорта съ различной наслѣдственной устойчивостью, можно учесть гораздо точнѣе измѣненіе расовыхъ реакцій растеній по отношенію къ паразитамъ, чѣмъ если ставить опытъ только съ воспріимчивымъ сортомъ. Случайно вводя въ опытъ иммунные сорта, авторы, признающіе за средой большую роль въ измѣненіи воспріимчивости, должны были констатировать, какъ, напр, Spinks (l. c.), необыкновенную стойкость иммунитета у этихъ растеній при различныхъ условіяхъ удобренія.

Подводя итоги опытамъ и наблюденіямъ надъ измѣнчивостью физіологическаго иммунитета растеній подъ вліяніемъ среды, мы приходимъ къ заключенію о малой измѣнчивости этого вида иммунитета и независимости его отъ условій среды. Намъ представляется поэтому

необоснованнымъ предложеніе Комеса въ широкомъ масштабѣ регулировать иммунитетъ растеній примѣненіемъ фосфорнокислаго и сѣрнокислаго удобренія, такъ какъ даже явленія механическаго иммунитета, характерной особенностью которыхъ является ихъ бо́льшая измѣнчивость, мало поддаются регулированію пріемами культуры.

Измѣнчивость иммунитета животныхъ

Въ этомъ отношеніи физіологическій иммунитетъ животныхъ гораздо пластичнѣе. Припомнимъ опыты Pasteur'a съ курами и другой мелкой птицей, нормально иммунной къ сибирской язвѣ. Понижая температуру крови у этихъ животныхъ выдерживаніемъ ихъ въ теченіе нѣсколькихъ дней въ холодныхъ ваннахъ, Пастеру удалось заразить ихъ сибирской язвой. Ernst (127, стр. 146—147) нашелъ, что высокая температура сильно повышаетъ иммунитетъ лягушекъ къ Bacillus ranicida, отъ которой онѣ быстро гибнутъ при низкой температурѣ. Температура при этомъ дѣйствуетъ, какъ выяснилъ Эрнстъ, непосредственно на организмъ лягушки, повышая его иммунитетъ. Behring показалъ, что бѣлыя крысы, обладающія естественнымъ иммунитетомъ къ сибирской язвѣ, становятся воспріимчивыми къ ней, если кормить ихъ пищей, понижающей щелочность крови, напр., растительной [1]).

Возможно, что большая пластичность животнаго иммунитета стоитъ въ связи со слабой спеціализаціей по хозяевамъ многихъ видовъ инфекціонныхъ бактерій, въ этомъ отношеніи являющихся нерѣдко почти полифагами. Наоборотъ, малая зависимость физіологическаго иммунитета растеній отъ условій среды, повидимому, обусловливается специфическимъ характеромъ реакціи растенія на внѣдреніе паразитовъ. Специфическія же свойства организмовъ вообще мало зависятъ отъ внѣшнихъ условій, какъ показываютъ опыты съ трансплантаціей однихъ растеній на другія, въ особенности явленія такъ называемыхъ растительныхъ химеръ (194).

Опыты съ изученіемъ вліянія подвоя на иммунитетъ привоя.

E. Fischer'омъ и G. Sahli (52, 157) въ Бернѣ были предприняты интересныя изслѣдованія для выясненія вопроса, не измѣняются ли у привитыхъ растеній реакціи къ паразитическимъ грибамъ подъ вліяніемъ прививки ихъ на растенія, воспріимчивыя къ тѣмъ видамъ паразитовъ, къ которымъ привой нормально является иммуннымъ. Фишеръ изслѣдовалъ въ отношеніи устойчивости къ ржавчинѣ—Gymnosporangium tremelloides растенія Sorbus Aria, привитыя къ Sorbus aucuparia, при чемъ облиственные побѣги были развиты, какъ на привоѣ, такъ и на подвоѣ. Нормально S. aucuparia является растеніемъ-хозяиномъ Gymnosporangium tremelloides; S. Aria же совершенно не воспріимчивъ къ этой ржавчинѣ. Какъ показали опыты зараженія привоя (S. Aria), онъ остался совершенно иммуннымъ и будучи привитъ на S. aucuparia; листва этого послѣдняго, какъ обычно, сильно заразилась этой ржавчиной. Другой опытъ былъ сдѣланъ съ Mespilus germanica, привитомъ на Crataegus

[1]) G. M. Sternberg. Infection and Immunity. London, 1905, стр. 67—68.

oxyacantha. Какъ и въ первомъ опытѣ, и привой и подвой имѣли обыкновенные побѣги. Mespilus обыкновенно совершенно иммуненъ къ ржавчинѣ—Gymnosporangium confusum; Crataegus, наоборотъ, весьма воспріимчивъ къ ней. При зараженіи привоя и подвоя этимъ грибомъ Mespilus остался совершенно незараженнымъ. Crataegus же быстро покрылся пикнидіями и эцидіями. Опытъ былъ повторенъ 4 раза—результатъ былъ одинъ и тотъ же.

Эти опыты, равно какъ рядъ другихъ, показали, что отношенія привоя и подвоя къ узко спеціализованнымъ паразитическимъ грибамъ остаются при трансплантаціи неизмѣнными, такими же, какими они бываютъ у свободно растущихъ растеній, т.-е. какъ привой, такъ и подвой, сохраняютъ въ этомъ отношеніи присущую имъ индивидуальность. Къ такому же выводу пришелъ Winkler [1]) на основаніи критическаго разбора данныхъ о вліяніи подвоя на привой.

Fischer и Sahli изслѣдовали реакціи на паразитическіе грибы также у перикліальныхъ химеръ, у различныхъ формъ Crataegomespilus, у которыхъ, казалось бы, вліяніе одного растенія на другое должно быть особенно значительнымъ, такъ какъ слои клѣтокъ воспріимчиваго растенія покрываютъ другое иммунное растеніе, какъ чехломъ; тѣмъ не менѣе, и для составляющихъ химеры отдѣльныхъ слоевъ клѣтокъ, представленныхъ разными видами, пришлось констатировать полное сохраненіе специфической реакціи по отношенію къ спеціализованнымъ паразитамъ.

Эти факты наглядно свидѣтельствуютъ о необыкновенной стойкости и консервативности иммунитета растеній, какъ специфическаго свойства отдѣльныхъ видовъ и расъ.

Такимъ образомъ, не отрицая полностью возможности измѣненія реакціи растеній по отношенію къ инфекціоннымъ заболѣваніямъ, всѣ приведенные выше факты и соображенія приводятъ насъ къ заключенію, что наслѣдственныя различія сортовъ растеній по иммунитету являются весьма постоянными и мало подверженными измѣненіямъ подъ вліяніемъ факторовъ среды: химизма почвы, условій влажности, тепла и освѣщенія, и не измѣняются при перенесеніи сортовъ изъ одного района въ другой. Относительно физіологическаго иммунитета можно сказать опредѣленно, что въ этомъ случаѣ наслѣдственность сильнѣе среды.

---

[1]) H. Winkler. Untersuchungen über Pfropfbastarde. Erster Teil. Jena 1912.

ГЛАВА IV.

Закономѣрности въ распредѣленіи иммунитета среди растеній.

Если просматривать обычные списки воспріимчивыхъ и невоспріимчивыхъ сортовъ, остается впечатлѣніе отсутствія какой-либо правильности въ распредѣленіи иммунитета. Въ самомъ дѣлѣ, почему одинъ сортъ иммуненъ, другой—воспріимчивъ? Почему сортъ, устойчивый къ одному паразитическому грибу, сильно поражается другимъ видомъ гриба? Почему по отношенію къ одному виду паразитическихъ грибовъ число иммунныхъ сортовъ очень велико, по отношенію же къ другимъ паразитамъ, иногда систематически весьма близкимъ къ первому, иммунныхъ сортовъ очень мало или ихъ совсѣмъ нѣтъ? (см. гл. 1). Почему нѣкоторые сорта абсолютно устойчивы къ заболѣваніямъ, какъ напр., нѣкоторые сорта пшеницъ къ мучнистой росѣ и бурой ржавчинѣ, другіе устойчивы въ слабой степени?

Самое нахожденіе устойчивыхъ сортовъ въ представленіи селекціоноровъ является дѣломъ случая и удачи. Установленный Biffen'омъ фактъ возможности перенесенія иммунитета съ одного сорта на другой путемъ скрещиванія (см. гл. 6) какъ будто еще болѣе подтверждаетъ случайный характеръ распредѣленія иммунитета среди растеній. Видимое отсутствіе порядка въ распредѣленіи иммунитета усугубляется обычно чрезвычайно пестрой номенклатурой сортовъ культурныхъ растеній, такъ какъ авторы рѣдко прибѣгаютъ къ научнымъ ботаническимъ классификаціямъ сортовъ.

Въ фитопатологической литературѣ распространено мнѣніе, что иммунитетъ къ какому-либо грибному заболѣванію, какъ правило, не связанъ съ иммунитетомъ къ другимъ заболѣваніямъ. «Ein sehr beachtenswerter Umstand,—пишутъ Eriksson и Henning,—ist der, dass die Empfänglichkeit für den Gelbrost nicht mit einer entsprechenden Empfänglichkeit für den Schwarz—bezw. Braunrost verbunden ist» (42, стр. 340). «The question has been raised,—пишетъ Mac Alpine,—as to whether a wheat which resists one kind of rust shall succumb to another in a different country, and this has really been found to be the case. Professor Eriksson sent me ten varieties of Swedish wheats which had been grown in the experimental plots, and found to resist the rust which is prevalent in that part of the

world viz., Golden Rust (Puccinia glumarum). When grown here (in Australia) these rust—resisting Swedish wheats became rotten with rust, although of a different kind (P. triticina)» (119, стр. 73).

Изучая сорта хлѣбныхъ злаковъ по отношенію ихъ къ разнымъ видамъ ржавчины, головни и мучнистой росы, намъ пришлось установить, однако, что такое представленіе далеко отъ истины и что, наоборотъ, характеръ реакціи отдѣльныхъ сортовъ къ разнымъ паразитическимъ заболѣваніямъ опредѣляется рядомъ закономѣрностей, свойственныхъ повидимому, всѣмъ группамъ высшихъ растеній. Нерѣдко эти правильности въ распредѣленіи физіологическаго иммунитета къ паразитическимъ грибамъ проявляются съ такой очевидностью, что, зная отношеніе сорта къ одному или двумъ паразитамъ, можно п р е д у г а д ы в а т ь поведеніе его и по отношенію къ другимъ паразитическимъ грибамъ.

Отчасти эти закономѣрности были намѣчены въ нашихъ «Матеріалахъ» (191) на основаніи изслѣдованія сортовъ пшеницы и овса по отношенію къ бурой и корончатой ржавчинѣ и къ мучнистой росѣ пшеницы. Позднѣе мы имѣли возможность изучить тѣ же растенія по отношенію къ другимъ заболѣваніямъ—къ желтой ржавчинѣ, разнымъ видамъ головни и т. д., и провѣрить положенія, установленныя для пшеницы и овса, на другихъ растеніяхъ: на сортахъ ячменя, льна, розъ, клевера и друг.

Въ настоящей главѣ мы разсмотримъ эти закономѣрности на конкретныхъ примѣрахъ, при чемъ за основу возьмемъ данныя для сортовъ хлѣбныхъ злаковъ, какъ группы наиболѣе изученной и въ смыслѣ иммунитета, и въ систематическомъ и генетическомъ отношеніяхъ, а также какъ группу, удобную для выясненія этихъ закономѣрностей, въ виду разнообразія свойственныхъ ей грибныхъ паразитовъ.

Въ слѣдующихъ таблицахъ приведены данныя по устойчивости сортовъ пшеницы, овса и ячменя, составляющія сводку нашихъ наблюденій и опытовъ съ искусственнымъ зараженіемъ за 1911—1918 гг.

О т н о ш е н і е с о р т о в ъ п ш е н и ц ы к ъ п а р а з и т и ч е с к и м ъ г р и б а м ъ.

Въ «Матеріалахъ» приведены были данныя для 800 сортовъ озимой и яровой пшеницы по отношенію ихъ къ бурой ржавчинѣ и мучнистой росѣ. Въ 1914 г. изъ нихъ было выбрано 160 сортовъ, наиболѣе рѣзко отличавшихся морфологически и физіологически, и высѣяны въ Англіи на фермѣ Кэмбриджскаго Университета и въ Мертонѣ, близъ Лондона, съ цѣлью изучить отношеніе ихъ къ желтой ржавчинѣ (Puccinia glumarum Eriks.), сравнительно мало распространенной въ Средней Россіи, но сильно поражающей пшеницу въ Англіи. Испытываемые сорта были высѣяны рядомъ съ пшеничными полями. Для наблюденія годъ оказался

очень благопріятнымъ: и въ Кэмбриджѣ, и въ Мертонѣ пшеница была сильно поражена желтой ржавчиной. Кромѣ того, мы имѣли возможность вести наблюденія въ томъ же году на фермѣ Рединскаго университета надъ громадной коллекціей сортовъ пшеницы (до 2500 образцовъ), собранныхъ во всѣхъ частяхъ свѣта проф. Percival'емъ, работающимъ надъ монографической обработкой пшеницы. Въ коллекціи Percival'я были предетавлены многіе изъ сортовъ, испытываемыхъ и нами.

Для линейной стеблевой ржавчины (Pucc. graminis), рѣдко развивающейся на пшеницѣ въ большомъ количествѣ, въ таблицахъ приведены максимальныя отмѣтки поражаемости сортовъ, наблюдавшіяся за 1912—1918 гг. Большинство сортовъ, высѣянныхъ во время, уходитъ отъ зараженія и поэтому для нѣкоторыхъ изъ нихъ намъ не удалось опредѣленно выяснить отношеніе къ этому грибу; нѣкоторые сорта въ цѣляхъ усиленія инфекціи намѣренно высѣвались поздно.

За періодъ 1915—1918 гг. тѣ же 160 сортовъ были изслѣдованы по отношенію къ головневымъ грибамъ—Ustilago tritici Jensen, пыльной головнѣ, заражающей пшеницу во время цвѣтенія, и Tilletia tritici Wint.—твердой или вонючей головнѣ, заражающей растенія въ моментъ прорастанія зерна. Для зараженія пыльной головней небольшое количество споръ свѣжей пыльной головни вносилось на рыльца цвѣтковъ, какъ только начиналось цвѣтеніе, при чемъ въ колосѣ оставлялись только наиболѣе развитые цвѣтки. Обычно зерно въ такихъ зараженныхъ колосьяхъ развивается нормально, и результатъ инфекціи сказывается на слѣдующій годъ, когда изъ сѣмянъ вырастаютъ зараженныя растенія. Использованы нами въ этой сводкѣ и наблюденія надъ естественной поражаемостью тѣхъ же сортовъ на Красно-Кутскомъ опытномъ полѣ, гдѣ въ 1917 году пришлось наблюдать сильное пораженіе этой головней многихъ сортовъ твердой пшеницы.

При зараженіи твердой головней сѣмена, смоченныя водой, плотно выкатывались въ спорахъ головни, всхожесть которой предварительно опредѣлялась проращиваніемъ во влажной камерѣ, и осторожно, чтобы не стереть головню, высаживались пинцетомъ въ приготовленныя для этого въ почвѣ ямки. При такомъ зараженіи иногда до 50% растеній подвергалось инфекціи. Кромѣ того, нами включены въ сводку данныя изъ работы Kirchner'а по устойчивости пшеницъ къ твердой головнѣ (93, 94), когда нѣтъ сомнѣнія въ идентичности сортовъ, что каждый разъ и указано въ таблицахъ.

Знакомъ + обозначена въ таблицахъ поражаемость сорта головней; двумя ++ обозначена сильная поражаемость; цифрой—0 полная непоражаемость. Болѣе детальныхъ процентныхъ данныхъ мы не приводимъ, такъ какъ колебанія въ процентахъ зараженія говорятъ больше о невозможности равномѣрнаго зараженія, особенно пыльной головней, чѣмъ о различіяхъ въ степени поражаемости сортовъ (см. § о шкалахъ отмѣтокъ въ 1-й главѣ).

Для видовъ ржавчины и мучнистой росы въ таблицахъ приводятся

максимальныя отмѣтки поражаемости сортовъ по принятой нами 4-балльной шкалѣ, обозначая цифрой—4 наибольшую поражаемость сорта, 1 и 0—наименьшую.

Для ботаническаго опредѣленія сортовъ пшеницы мы пользовались классификаціей Кернике, дополненной К. А. Флаксбергеромъ [1]), указывая въ отдѣльной графѣ сортовыя особенности.

Кромѣ сортовъ пшеницы, были изслѣдованы въ отношеніи грибныхъ паразитовъ пшеницы также виды ближайшаго къ ней рода Aegilops изученіе которыхъ представлялось интереснымъ въ цѣляхъ выясненія распредѣленія иммунитета у пшеницъ.

---

[1]) К. А. Флаксбергеръ. Опредѣлитель пшеницъ. 1915.

Отношеніе сортовъ пшеницы къ различнымъ грибнымъ заболѣваніямъ.

The Relation of the Varieties of Wheat to different fungous diseases.

№ № сортовъ. № № of varieties.	Названіе сорта. The market name of variety.	Откуда сортъ полученъ. Source whence obtained.	Особенности сорта. Special varietal characteristics.	Puccinia glumarum.	Puccinia triticina.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Tilletia tritici.	Ustilago tritici.
			1. Triticum vulgare Vill. var. albidum Al.						
0171		Семирѣч. обл.	Subv. inflatum Flak.	1	4	4	4	++	++
61	Hybride hatif .	Vilmorin	. . . . .	2	2	3	4	+	+
116	Pulavka . оз. *)	Варшавской губ.	. . . . .	1½	4	4	4	++	+
2473	оз.	Ковенской губ.	Солома толстая, невысокая; колосъ рыхлый; зерно короткое.	2	3	3	—	+	+
2707		Семирѣч. обл.	. . . . .	4	4	4	—	++	++
			2. T. vulgare var. lutescens Al.						
132	Бѣлокорка . . .	Воронежск. губ.	Солома топкая . . .	2	4	4	4	++	++
134	» . . .	Таврическ. губ.	. . . . .	2	4	4	4	+	++
181	Sieges	Breslau	Солома толстая, колоски крупные, листья широкіе, съ восковымъ налетомъ; поздній . . .	2	3	4	3	++	+
182	Blé Birdes . . .	»	Солома толстая, листья широкіе, съ восковымъ налетомъ; поздній	1	4	3	4		+
2718	Kirscher Kolben.	Haage u. Schmidt	Солома толстая; листья длинные, широкіе, темнозеленые, съ восковымъ налетомъ .	1	3½	2	3	++	++
2735	Красноколоска .	Вологодск. губ.	. . . . .	3	4	4	4	++	++
2741	Улька	Польша	. . . . .	2	4	4	4	++	++
2750	—	Приморской обл.	. . . . .	2	4	4	4	++	++
2762	Переродка . . .	Енисейск. губ.	. . . . .	3	4	4	4	++	++
2847	Ungarischer Gebirgs	Haage u. Sch.	Солома толстая, листья съ восковымъ налетомъ	1	4	4	4	++	++
2853	Pringle's Defiance	»	Очень поздній . . .	2	4	2		+	+
2797		Семирѣч. обл.	Колосъ рыхлый . .	4	4	4	4	++	++
2423	Тейская . . оз.	Кіевской губ.	Солома толстая, низкая, съ восковымъ налетомъ; листья крупные, широкіе; колосъ плотный	2½	3	4	—	++	++
2529	Chili	Breslau	Солома высокая, толстая; листья длинные, широкіе, съ восковымъ налетомъ	2½	3	3	4	++	

*) «оз» обозначаетъ озимыя формы; сорта безъ такого обозначенія являются яровыми.
The sign «оз» sifnifies winter varieties; the varieties without this sign are spring races.

№№ сортовъ. №№ of varieties.	Названіе сорта. The market name of variety.	Откуда сортъ полученъ. Source whence obtained.	Особенности сорта. Special varietal characteristics.	Puccinia glumarum.	Puccinia triticina.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Tilletia tritici.	Ustilago tritici.
109	оз.	Лифляндск. губ.		1½	4	4	4	+	+
2833	Japhet	Haage u. Schmidt		3	3	4	4	+	+
3103	Улька	Семирѣч. обл.		4	4	4	4	+	+
	3. T. vulgare var. alborubrum Kcke.								
2454	Американка оз.	Подольской губ.	Солома толстая, низкая, передъ созрѣваніемъ красноватая; колосъ плотный	2	2	4	4	+	+
	4. T. vulgare var. milturum Al.								
180	Schlaner Kolben	Breslau	Солома толстая, листья широкіе съ восковымъ налетомъ; поздній	2	3	3	4	+	+
2421	—	Томской губ.		4	4	4	4	+	+
2712	—	Забайкальск. обл.	Солома толстая	1	4	4	4	+	+
2759	—	Енисейск. губ.		1	4	4	4	+	+
2760	Кустовка	»		3½	4	4	4	+	+
2813	Русская	Оренбургск. губ.		3	4	4	4	+	+
	5. T. vulgare var. velutinum Schübl.								
2743	Minnezota N=30	С. Америка	Солома толстая, листья широкіе съ восковымъ налетомъ	1	3	3	4	+	+
	6. T. vulgare var. Delfii Kcke.								
0103	—	Эриванской губ.	Поздній	3½	4	4	4	+	+
	7. T. vulgare var. pyrothrix Al.								
189	Blé-Seigle	Breslau		2	4	4	4	+	+
	8. T. vulgare var. graecum Kcke.								
0440		Семипалат. обл.		4	4	4	4	+	+
0445		Семирѣч. обл.		1	4	4	4	+	+
0923		Сыръ-Дарьин. о.	Колосковыя чешуи съ остями, въ особенности сильно развитыми въ верхней части колоса	3½	4	2	4	+	+
01415	—	»		3½	4	2	4	+	+
2768	—	Семирѣч. обл.	Солома тонкая	2	4	2	4	+	+
2446	Пулавка оз.	Подольск. губ.		1	4	4	4	+	+
	9. T. vulgare var. erythrospermum Kcke.								
139		Могилевск. губ.	Солома толстая; зубцы колосковыхъ чешуй короткіе	2½	2	4	4	+	+
2224	Скороспѣлка	Акмолинск. обл.		3½	4	4	4	+	+
2225	Турка	»		3½	4	4	4	+	+

№№ сортов. №№ of varieties.	Названіе сорта. The market name of variety.	Откуда сортъ полученъ. Source whence obtained.	Особенности сорта. Special varietal characteristics.	Puccinia glumarum.	Puccinia triticina.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Tilletia tritici.	Ustilago tritici.
2356	—	Томской губ.	Листва ярко-зеленая; солома толстая	3½	2	4	4	++	++
2382	—	»		3½	3	4	4	++	++
2442	—	»		4	4	4	4	++	++
2742	Minnezota N=2	С. Америка		2	4	3	4	++	++
2804	—	Тургайск. обл.		3½	4	4	4	++	++
2823	Bart-dünnähriger	Haage u. Schm.	Солома толстая	1	3	2	4	+	
2824	Bart-grosskörnig.	»	Солома толстая, листья широкіе, съ восковымъ налетомъ; очень поздній	2	3	3	4		++
2408	Банатка оз.	Венгрія		1	4	4	4	+	+
2411	Калиновская оз.	Подольск. губ.	Солома при созрѣваніи красная; колосъ рыхлый	1	3	4	4	++	++
2490	Jenning's White оз.	Breslau		4	2	3		++	++
3123	—	Якутск. губ.		4	4	4	4	++	++
3332	—	Палестина		4	4	4	4	++	++
	10. T. vulgare var. ferrugineum Al.								
78	Blé de Mars	Vilmorin	Солома толстая	3	4	3	4	++	+
134	Русская	Уральск. обл.		4	4	4	4	++	+
171	Blé de Suede	Breslau	Солома толстая, листья широкіе съ восковымъ налетомъ	1	3	4	4	++	++
193	Blauer Sommergrannen	»	Солома толстая; листья узкіе, ярко-зеленые	1	3	3	4		++
2227	Египетская	Акмолинск. обл.		4	4	4	4	++	++
2355	—	Томской губ.		4	4	4	4	++	++
2367	—	»		4	4	4	4	++	++
2376	—	»		3½	4	4	4	++	++
2380	—	»	Солома толстая, листья узкіе	3	3	4	4	++	++
2299	—	»		4	4	4	4	++	++
2406	—	»	Солома толстая, листья широкіе, колосья часто образуютъ придаточные колоски	4	2	4	4	++	++
Л 2406	—	»	Солома тонкая, листья узкіе	3½	4	4	4	++	++
2441	—	»		4	4	4	4	++	++
2430	—	»		4	4	4	4	++	++
2443	—	»	Солома толстая	3½	3	4	4	++	++
2693	Кубанка	Енисейск. губ.		4	4	4	4	++	++
2742	Minnezota N=2	С. Америка	Солома толстая	2	4	3	4	++	++
2758	Простая	Енисейск. губ.		4	4	4	4	++	++
92	— оз.	Таврическ. губ.		2	4	4	4	++	++
124	— оз.	Уральской обл.		1	4	4	4	++	++
3262	—	Туркестанъ		4	4	4	4	++	++

№№ сортов. №№ of varieties.	Название сорта. The market name of variety.	Откуда сортъ полученъ. Source whence obtained.	Особенности сорта. Special varietal characteristics.	Puccinia glumarum.	Puccinia triticina.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Tilletia tritici.	Ustilago tritici.
			11. T. vulgare var. erythroleucon Kcke.						
0953	—	Сыръ-Дарьин. о.		3	4	4	4	++	++
02567	—	Персія		1	4	4	4	++	++
02564	—	»		2	4	4	4	++	++
3233	—	Семирѣч. обл.		4	4	4	4	++	++
			12. T. vulgare var. meridionale Kcke.						
02541	—	Персія		4	4	4	4	++	++
			13. T. vulgare var. Hostianum Clem.						
01	—	Семипалат. обл.		3½	4	4	4	++	++
			14. T. vulgare var. turcicum Kcke.						
0437	—	Семирѣч. обл.	Поздній	3	4	4	4	++	++
3102	—	Ферганск. обл.		4	4	4	4	++	++
3202	—	Сыръ-Дар. обл.		4	4	4	4	++	++
			15. T. vulgare var. barbarossa Al.						
02	—	Семипалат. обл.		4	4	4	4	++	++
			16. T. vulgare var. fuliginosum Al.						
173	Persischer	Haage u. Schmidt	Колосковыя чешуи съ остями, солома сравнительно выполненная	2	2	0	2	++	+
03	—	Самарской губ.		4	4	4	4	++	++
			17. T. compactum var. creticum Mazz.						
51	—	Vilmorin		2	4	4	4	++	++
2840	Sizilianischer	Haage u. Schmidt	Солома высокая, колосъ менѣе плотный, чѣмъ у предыдущей расы, колосковыя чешуи тупыя	2	4	2	4	++	+
			18. T. compactum var. icterinum Al.						
50	—	Vilmorin		1	4	4	4	++	++
01481	—	Приморск. обл.		2	4	4	4	++	++
			19. T. compactum var. erinaceum Kcke.						
3121	—	Сыръ-Дар. обл.		4	4	4	4	++	++
			20. T. compactum var. Fetisovii Kcke.						
0447	—	Семирѣчен. обл.		2	4	4	4	++	++
0432		»		2½	4	4	4	++	++
			21. T. compactum var. Wernerianum Kcke.						
2620	—	ов.	Vilmorin	2	4	4	4	++	++

№ опыта. No of varieties.	Название сорта. The market name of variety	Откуда сорт получен. Source whence obtained.	Особенности сорта. Special varietal characteristics.	Puccinia glumarum.	Puccinia triticina.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Tilletia tritici.	Ustilago tritici.
		22. T. Spelta var. recens Kcke.							
89	—	оз.	Haage u. Schmidt	2	4	4	—	+	+
		23. T. Spelta var. album. Al.							
2844			Haage u. Schmidt	3	3½	3	4	+ *)	
04	—	оз.		2	3	3	4	+ *)	+
		24. T. Spelta var. Duhamelianum Mazz.							
2301	—		Breslau	1	3	3	4	+	+
		25. T. Spelta var. Arduini Mazz.							
2346		оз.	Haage u. Schm.	2	3½	3	4	+ *)	
		26. T. Spelta var. Alefeldii Kcke.							
0178	—		Haage u. Schm.	3	3	3½	—	+	+
		27. T. Spelta var. coeruleum Al.							
87	—		Vilmorin	3	3	3	4	+	+
05			Haage u. Schm.	3	3	3	4		
		28. T. turgidum L. var. gentile Alef.							
09	—	оз.	Италія	2	2	2	—	+ *)	
		29. T. turgidum var. lusitanicum Kcke.							
01452			Семипалат. обл. Очень поздний	2	2	2	4	+ *)	+
3926			Семирѣч. обл.	2	2	2	4	+	+
		30. T. turgidum var. jodurum Al.							
02160	—	оз.	Англія	2	3	2	—	+ *)	+
		31. T. turgidum var. Linnaeanum Al.							
01610	Miracle	оз.	Haage u. Schm.	2	2	2			
		32. T. turgidum var. dinurum Al.							
2866	—	оз.	Haage u. Schm.	2	2	2	—	+ *)	
		33. T. turgidum var. mirabile Kcke.							
02270		оз.	Франція	2	2	2		*)	

*) По даннымъ Kirchner'a.
According to Kirchner's data.

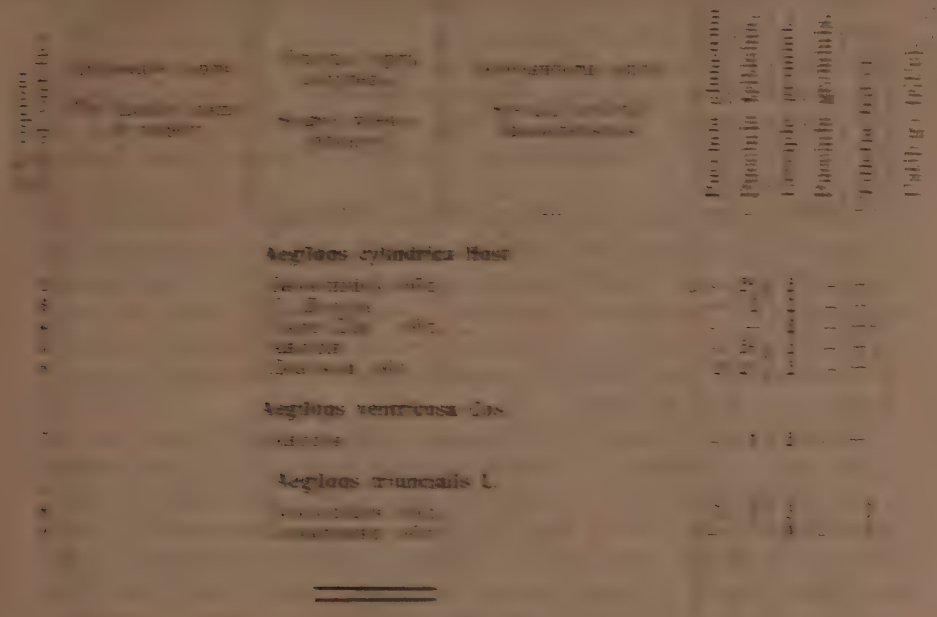
№ сортов. № of varieties	Название сорта. The market name of variety.	Откуда сортъ полученъ. Source where obtained.	Особенности сорта. Special varietal characteristics.	Puccinia glumarum	Puccinia triticina.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Tilletia tritici	Tilletia laevis
		34. T. turgidum var. speciosum Al.							
0533	—	Тифлисской губ.		2	2	2	—	—	—
		35. T. turgidum var. Martensii Kcke.							
01930	—	Бакинской губ.		2	2	2		—	—
		36. T. turgidum var. megapolitanum Kcke.							
06	—	оз. Англія		2	2	2	—	+ *)	—
		37. T. polonicum L. var. villosum Desv.							
01646		Германія		2	2	2	—	—	
149		Breslau		2	2	2	—		
		38. T. polonicum var. nigrobarbatum Desv.							
2936	—	Breslau		2	2	2	—		+
		39. T. polonicum var. rufescens Kcke.							
67	—	Haage u. Schm.		2	2	2	—		
		40. T. dicoccum Schrk. var. farrum Bayle.							
82	—	Haage u. Schm.	f. serrotinum Alef.; колосковыя чешуи, какъ у T. durum, поздній.	1½	1	1	2	— *)	—
0417	—	Самарской губ.	f. arras Hochst.; колосковыя чешуи тупыя.	4	3	2	4	—	—
2980	—	Семипалат. обл.	»	4	4	2	4	—	—
2989	—	»	»	4	4	2	4	—	—
011	—	Индія	Очень скороспѣлая, низкаго роста, съ краснымъ цвѣтомъ.	1	1	0			
		41. T. dicoccum var. rufum Schübl.							
84	—	Haage u. Schm.	f. immaturatum Flaks. колосковыя чешуи, какъ у T. durum; поздній	1	1	1	2½	— *)	—
0417	—	Самарской губ.	f. maturatum Flaks.; колосковыя чешуи тупыя	4	3	2	4	—	—
		42. T. dicoccum var. picnurum Al.							
2841	—	Breslau		2	1	0	2½	— *)	—

*) По даннымъ Kirchn r's.
According to Kirchn r's data.

№ № сортовъ. № № of varieties.	Названія сорта. The market name of variety.	Откуда сортъ полученъ. Source whence obtained.	Особенности сорта. Special varietal characteristics.	Puccinia glumarum.	Puccinia triticina.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Tilletia tritici.	Ustilago tritici.
		43. T. dicoccum var. atratum Host.							
82	—	ов.	Haage u. Schm.	3	2	2	4	++ *)	
		44. T. dicoccum var. fuchsii Kcke.							
07	—		Германія	2	2	1	—	++ *)	
		45. T. durum Desf. var. leucurum Al.							
2204	Sorentino	Breslau	Солома совершенно выполненная	2	1	2	4		+
2929	Griechischer	»		2	1	2	—	+	+
		46. T. durum var. affine Kcke.							
0836		Донской обл.		2	2	2	4		+ +
2849	Trimenia	Haage u. Schm.		2	1	2	4	++	+
2204	Sorentino	»		1	1	2	—		+
		47. T. durum var. leucomelan Al.							
0490	—	Донской обл.		2½	2	2	—	+	++
		48. T. durum var. Reichenbachii Kcke.							
01985		Кубанской обл.		2	2	2	—	++	++
		49. T. durum var. hordeiforme Host.							
54	Griechischer	Haage u. Schm.		2	2	3	4		+
0822	—	Кіевской губ.	Колосъ рыхлый	2	2	2½			++
2229	Арновка	Донской обл.		2	2	1	4		++
2265	Гарновка	Орловской губ.		2	2	2½	4		++
2285	—	Самарской губ.	Солома толстая	2½	2	2½	4		++
2369	—	Томской губ.		2½	2	2½	—	++	++
2751		Самарской губ.		2½	2	2½	—		++
2791		Семирѣч. обл.	Колосковыя чешуи корот., колосъ плотный	1½	2	2	—	+	++
2806	Кубанка	Тургайск. обл.		2	2	2½	—	+	++
2819	Брыздонъ	Оренбургск. губ.		1½	2	2	—	++	++
2956	Арнаутка	Полтавск. губ.		2	2	2	—	+	++
2829	Griechis her von Atalanti	Haage u. Schm.		2	2	2	—	+	+
		50. T. durum var. murciense Kcke.							
2770		Семирѣч. обл.		2	2	2	—	+	+
		51. T. durum var. erythromelan Kcke.							
0490	—	Донской обл.	Окраска колоса неопредѣленная	2	2	2			+
2839	Medeah	Haage u. Schm.		2	2	2		+	+

*) По даннымъ Kirchner'a.
According to Kirchner's data.

№ № сортов. № № of varieties.	Название сорта. The market name of variety.	Откуда сортъ полученъ. Source whence obtained.	Особенности сорта. Special varietal characteristics.	Puccinia glumarum.	Puccinia triticina.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Tilletia tritici.	Ustilago tritici.
			52. T. durum var. Valenciae Kcke.						
0668	—	Бессарабск. губ.		2	2	2½	—	—	—
2206	Griechischer	Breslau	Солома тонкая, наполненная, колосъ плотный	2½	3	3	4	—	—
2207	—	Самарской губ.	Съ очень длинными остями	2	2	3	—	—	—
			53. T. durum var. fastuosum Lag.						
3096	—	Ферганск. обл.		2	2	2½	—	—	—
			54. T. durum var. melanopus Al.						
01355	—	Самарской губ.		2	2	2½	4	—	—
2230	Арновка-черноус.	Донской обл.		2	2	2½	—	—	—
			55. T. durum var. italicum Al.						
0490	—	Донской обл.		2	2	3	—	—	—
			56. T. durum var. apulicum Kcke.						
0490	—	Донской обл.	Ости длинныя	2	2	2	—	—	—
			57. T. durum var. libicum Kcke.						
2818	Кубанка	Оренбургск. губ.		2	2	2½	—	—	—
			58. T. durum var. coerulescens Bayle.						
0996	—	Семипалат. обл.		2½	2	2	—	—	—
2747	—	Забайкальск. об.		2	2	2	4	—	—
2837	Madonna	Haage u. Schm.	Ости грубыя, зубцы колосковыхъ чешуй очень длинные	1	1	3	—	+	+
2232	—	Ферганск. обл.		2	2	2	4	—	+
			59. T. monococcum var. L. var. Horneimanni Clem.						
0165	—	Терской обл.		0	0	2	2½	—	—
			60. T. monococcum var. flavescens Kcke.						
81	Engrain double	Vilmorin		1	1	2	2½	+	+
02275	—	Франція	Поздній	0	0	2	—	—	—
			61. T. monococcum var. vulgare Kcke.						
2930	—	Haage u. Schm.		0	0	2	2½	—	—
			62. T. monococcum var. boeoticum Boiss.						
08	Дикая форма оз	Крымъ		0	0	1	2	—	—
			Aegilops ovata L.						
1	—	Англія		0	1	1	—	—	—


Aeglaea cylindrica Host
Aeglaea ventricosa Os.
Aeglaea truncalis L.

Отношеніе сортовъ овса къ паразитическимъ грибамъ.

Изъ 400 сортовъ овса, изслѣдованныхъ по отношенію къ корончатой и линейной ржавчинѣ, данныя для которыхъ приведены въ «Матеріалахъ», 110 сортовъ, рѣзко отличавшихся морфологическими и физіологическими признаками и принадлежавшихъ къ разнымъ видамъ и разновидностямъ, были изслѣдованы въ теченіе 1915—1918 г.г. на устойчивость ихъ къ овсяной пыльной головнѣ—Ustilago avenae Jensen. Сѣмена, очищенныя отъ цвѣточныхъ чешуй, искусственно заражались спорами головни такъ же, какъ и сѣмена пшеницы спорами твердой головни, и зараженныя сѣмена высѣвались въ полѣ и въ вегетаціонномъ домикѣ. При такомъ способѣ зараженія воспріимчивые сорта поражались обыкновенно очень сильно; нерѣдко % зараженныхъ растеній достигалъ 100%. Для тѣхъ сортовъ, которые не поражались головней, опыты съ зараженіемъ повторялись нѣсколько разъ и съ большимъ числомъ сѣмянъ (отъ 500 до 2000).

Въ 1914 г. большая часть этихъ же сортовъ была высѣяна въ Англіи въ Мертонѣ въ John Innes Horticultural Institution съ цѣлью наблюденій надъ поражаемостью ихъ мучнистой росой—Erysiphe graminis DC., развивающейся въ Англіи ежегодно въ большомъ количествѣ на овсѣ. Съ этой же цѣлью нами велись наблюденія надъ коллекціей сортовъ овса, высѣянныхъ въ этомъ году въ питомникѣ проф. Biffen'a въ Кэмбриджѣ и на поляхъ сѣмянной фирмы Carters and Co около Лондона.

Помимо культурныхъ овсовъ, были изучены также ближайшіе къ нимъ дикіе виды овса—Avena fatua, A. sterilis и др.

Въ сводной таблицѣ приведены максимальныя отмѣтки поражаемости, наблюдавшіяся для сортовъ, по 4-хъ балльной шкалѣ, обозначая цифрой—4 наивысшую степень поражаемости. Сильная воспріимчивость къ головнѣ обозначена ++ (если въ опытѣ заразилось не менѣе 10% всѣхъ растеній), меньшая поражаемость (менѣе 10%) знакомъ +; полное отсутствіе зараженія цифрой—0. Въ большинствѣ случаевъ у сортовъ, характеризующихся знакомъ ++, % зараженія колебался отъ 20 до 70%.

При ботаническомъ опредѣленіи видовъ изслѣдованныхъ овсовъ мы пользовались общей системой рода Avena, принятой Ascherson'омъ и Graebner'омъ въ Synopsis, Bd. II. 1898—1902. Для разновидностей культурныхъ овсовъ A. diffusa As. et Gr. и A. orientalis Schreb. мы придерживались опредѣлителя Кернике (Arten und Varietäten des Getreides. 1885, стр. 206—208) съ оговорками, приведенными въ «Матеріалахъ» (191, стр. 15).

Отношеніе сортовъ овса къ различнымъ грибнымъ заболѣваніямъ.

The Relation of the Varieties of Oats to different fungous diseases.

№№ сортовъ. №№ of varieties.	Названіе сорта. The market name of variety.	Откуда полученъ сортъ. Source whence obtained.	Сортовыя особенности. Special varietal characteristics.	Erysiphe graminis.	Puccinia coronifera.	Puccinia graminis.	Ustilago avenae.
	1. Avena diffusa Aschr. & Graeb. var. mutica Al.						
327	Шведскій селекц.	Svalöf		4	4	4	++
331	Бѣлякъ	»		4	4	4	++
4009	Шатиловскій	Плоцкой губ.		4	4	4	++
4024	Лигово	Гродненск. губ.		4	4	4	++
4126	Hvitling	Haage u. Schmidt		4	4	4	++
4153	Clydesdale	»		4	4	4	++
4175	Svalöfer Sieges	Weihenstephan	До 50% остист. колоск.	4	4	4	
4103		Семирѣч. обл.	Нижнее листовое влагалище опушенное	4	4	4	++
	2. A. diffusa var. praegravis Kr.						
306	Avoine de Pologne	Vilmorin		4	4	4	++
	3. A. diffusa var. aristata Kr.						
319	Schottischer Hopetown	Haage u. Schmidt	Нижнее листовое влагалище опушен., кустъ развалистый поздній	4	4	4	++
317	Australischer Port—Adelaida	»	До ½ безостыхъ колосковъ; листъ крупный, широкій; нижнее листовое влагалище опушенное	4	4	4	+-
4131	Schottischer Dun.	»	Нижнее листовое влагалище опушенное, зерно короткое, листва узкая, кустъ развалистый	4	4	4	++
B-307	Houdan	»	Кустъ развалистый, листва узкая, поздній	4	3	4	++
	4. A. diffusa var. trisperma Schübl.						
B-323	Besterhorn's	Haage u. Schmidt		4	4	4	++
328	Abundance	»		4	4	4	++
351	Dippauer	Breslau		4	4	4	
354	New Market	»		4	4	4	++
376	Milton	»		4	4	4	++
4006	Безедера	Плоцкой губ.		4	4	4	++
4008	Пфифельбахскій	»		4	4	4	+
4020	New Market	Гродненской губ.		4	4	4	
4051	Шведскій селекц.	Швеція		4	4	4	
4135	Oderbrucher	Haage u. Schmidt	Кустъ полуразвалистый	4	3	4	++

№№ сортов. №№ of varieties.	Название сорта. The market name of variety.	Откуда получен сорт. Source whence obtained.	Сортовыя особенности. Special varietal characteristics.	Erysiphe graminis.	Puccinia coronifera.	Puccinia graminis.	Ustilago avenae
4147	Halletts Pedigree	»		4	4	1	
4141	Probsteier	»		4	4	4	
4165	Podolischer	»	Зерно короткое		4	4	
D-4147	Webb	»	Нижнее листовое влагалище опушенное.	4	4	4	
			5. A. diffusa var. aurea Kcke.				
318	Flandrischer	Haage u. Schmidt		4	4	4	
361	Hopetown	Breslau		4	4	4	
4145	Georgien	Haage u. Schmidt	Зерно грязно-желтое	4	4	4	
B-4161	Pfifelbacher	»	»	4	3	4	
4063	Potato	Подольской губ.	Нижнее листовое влагалище опушено	4	4	4	
			6. A. diffusa var. Krausei Kcke.				
316	Prolifique de Californie	Haage u. Schmidt	До 1/2 колосков бевостых	4	4	4	
367	Nordana.	Швеція		4	4	4	
C-369	August	Breslau	Очень поздній	4	4	4	
4091	—	Амурской обл.		4	4	4	
4142	Thüringer grosser	Haage u. Schmidt		4	4	4	
			7. A. diffusa var. cinerea Kcke.				
C-313	Etampes	Haage u. Schmidt	Основание стеблей окрашено, кустъ полуразвалистый; позднеспѣлый, высокій		2	4	
C-372	Willkommen	»		4	4	4	
B-4157	Mortgage Lifter.	»	Нижнее листовое влагалище опушено	4	4	4	
			8. A. diffusa var. grisea Kcke.				
C-307	Houdan	Haage u. Schmidt	Кустъ развалистый, низкій, солома тонкая, листва узкая	3½	3	4	
C-311	Bri	»		4	4	4	
C-319	Schottischer Hopetown	»		4	4	4	
D-4192	Мѣстный	Смоленской губ.			4	4	
			9. A. diffusa var. brunnea Kcke.				
A-307	Houdan	Haage u. Schmidt	Кустъ низкій съ очень тонкой соломой, полуразвалистый; листва очень узкая, мелкая, зерно темно-коричневое, при основаніи его хорошо развиты щетинки	2½	3	2½	
D-311	Bri	»	Основание стеблей кармино-красное; листва широкая, кустъ				

№№ сортовъ. №№ of varieties.	Названіе сорта. The market name of variety.	Откуда полученъ сортъ. Source whence obtained.	Сортовыя особенности. Special varietal characteristics.	Erysiphe graminis.	Puccinia coronifera.	Puccinia graminis.	Ustilago avenae.
			полуразвалистый, высокій, очень поздній; зерно темно-коричневое; стерженекъ 2-го зерна въ колоскѣ опушенъ	3½	2	4	
B-312	Coulommiers . . .	»	Цвѣтковыя чешуи покрыты рѣдкими волосками	—	3	4	
4128	Mortgage	»	. . . . .	—	3	4	
B-4128	»	»	Низкаго роста; основаніе стеблей карминово-краснаго цвѣта; зерно коричневое, листва узкая	—	2	4	
4137	Примѣсь изъ Pied de mouche . .	Haage u. Schmidt	Высокаго роста, солома толстая, нижнее листовое влагалище опушенное	4	4	4	
C-4149	Providance . . .	»	Зерно (пленки) свѣтло-коричневое	4	3	4	
E-307	Houdan	»	. . . . .	4	3	4	
D-4146	Providance . . .	»	Нижнее листовое влагалище опушенное, основаніе стеблей интенсивно окрашено; листва узкая, кустъ низкій, солома тонкая; зерно коричневое, стерженекъ 2-го зерна въ колоскѣ гладкій . .	—	2	4	
D-4157	Mortgage Lifter. .	»	. . . . .	4	3	4	
	10. A. diffusa var. montana Al.						
E-311	Bri	Haage u. Schmidt	. . . . .	4	4	4	
312	Coulommiers . .	Vilmorin	. . . . .	—	3	4	
E-319	Schottischer Hopetown	Haage u. Schmidt	Листва узкая; кустъ развалистый	—	3	4	
362	Brauner früher . .	Breslau	Листва узкая, кустъ полуразвалистый, свѣтло-зеленый, очень низкій, сильно кустистый; солома очень тонкая; стерженекъ второго зерна опушенный.	3½	4	4	
364	Schwarzer schwedischer		. . . . .	4	4	4	
4113	Mesdago	»	Скороспѣлый	4	4	4	*)
4195	Великій моголъ	Полтавской губ.	. . . . .	4	4	4	

*) Этотъ сортъ очень мало поражается головней.
*) This variety is feebly attacked by smut.

№№ сортовъ. №№ of varieties.	Названіе сорта. The market name of variety.	Откуда полученъ сортъ. Source whence obtained.	Сортовыя особенности. Special varietal characteristics.	Erysiphe graminis.	Puccinia coronifera.	Puccinia graminis.	Ustilago avenae.
			11. A. diffusa var. nigra Kr.				
C-311	Bri	Haage u. Schmidt	На цвѣточныхъ чешуяхъ рѣдкія длинныя щетинки	—	3	4	
C-312	Coulommiers . . .	»	. . . . .	4	3	4	
			12. A. orientalis Schreb. var. obtusata Al.				
329	Рыхликъ	Херсонской губ.	Нижнее листовое влагалище опушенное . .	4	4	4	
4065	Мѣстный	Кіевской губ.	Листва крупная. . .	4	3	4	
4089	Бѣлый великанъ	Финляндія	Нижнее листовое влагалище опушенное, до половины колосковъ остистые	4	4	4	
4127	Tatarischer . . .	Haage u. Schmidt	. . . . .	4	4	4	
B-4135	Dollar	»	Зерно короткое . . .	4	4	4	
			13. A. orientalis var. tatarica Ard.				
4117	Webb	Haage u. Schmidt	. . . . .	4	4	4	
			14. A. orientalis var. flava Kcke.				
322	Ungarischer weisser	Haage u. Schmidt	Зерно желто-бѣлое .	4	4	4	
4100	Golden Giant . .	Ковенской губ.	Безъ ligula; до $^1/_2$ колосковъ остистые . . .	4	4	4	
			15. A. orientalis var. tristis Al.				
4087	Коричневый великанъ	Финляндія	Нижнее листовое влагалище опушенное . .	4	4	4	
4116	Webb	Haage u. Schmidt	»	4	4	4	
			16. A. orientalis var. pugnax Al.				
309	d'Hongrie . . .	Vilmorin	. . . . .	4	4	4	
310	Prolifique de Californie	»	. . . . .	4	4	4	
4120	Nubischer	Haage u. Schmidt	Нижнее листовое влагалище опушенное . .	4	4	4	
B-4162	Ungarischer . . .	»	. . . . .	4	4	4	
4149	Hallett's Pedigree schwarz . . .	»	. . . . .	4	4	4	
			17. A. strigosa Schreb.				
X-14		Ковенской губ.	Зерно болѣе крупное, чѣмъ у слѣдующаго сорта; пленки темносѣрыя	1	2	4	0
010	—	Англія, Kew	Отличается отъ предыдущаго свѣтлой окраской цвѣточныхъ чешуй и большей опушенностью яхъ	4	3	4	

№№ сортовъ. №№ of Varieties.	Название сорта. The market name of variety.	Откуда получен сорт. Source whence obtained.	Сортовыя особенности. Special varietal characteristics.	Erysiphe graminis.	Puccinia coronifera.	Puccinia graminis.	Ustilago avenae.
B-4137	Pied de mouche	Haage u. Schmidt	Кустъ высокій; остевидныя заострения наружныхъ пленокъ развиты слабо	—	3	4	0
C-4231		Смоленской губ.	. . . . .	—	—	4	0
		18. A. brevis Roth.					
A-13	—	Петроградск. г.	. . . . .	2	2	4	0
		19. A. nuda L. inermis Kcke.					
4124	Nackter — grosser aus China . .	Haage u. Schmidt	. . . . .	4	4	4	+ +
		20. A. nuda L. var. biaristata As. et Gr.					
4159	Nackter kleiner	Haage u. Schmidt	. . . . .	—	$2^1/_2$	4	+
		21. A. byzantina C. Koch (A. algeriensis Trabut).					
17	—	Тунисъ	Кустъ низкій, развалистый, зерно крупное, скороспѣлый	—	2	4	0
4314		Палестина	Болѣе поздній, чѣмъ предыдущій, высокій; стеблевые узлы опушенные	—	1	4	0
		22. A. fatua L. съ цвѣточными чешуями, густо покрытыми щетинистыми волосками.					
A-3	—	Люблинской губ.	Цвѣт. чешуи сѣрыя.	4	4	4	+ +
54	—	Харьковск. губ.	Цвѣточныя чешуи коричневыя	4	4	4	+ +
55	—	Донской обл.	»	4	4	4	+ +
		23. A. fatua L. съ цвѣточными чешуями голыми или покрытыми рѣдкими, длинными волосками; при основаніи окруженными вѣнчикомъ волосковъ.					
A-4	—	Черниговск. губ.	Цвѣт. чешуи коричневыя	4	4	4	—
A-5	—	Екатериносл. г.	Цвѣт. чешуи сѣрыя.	4	4	4	+ +
A-8	—	»	. . . . .	4	4	4	+ +
58		Донской обл.	Цвѣт. чешуи желтыя	4	4	4	+ +
26	—	Петроградъ	Зерно, какъ у Пробштейскаго овса, крупное, бѣлое	—	$3^1/_2$	4	
		24. A. Ludoviciana Dur.					
038	—	Херсонской губ.	Цвѣт. чешуи сѣрыя, покрыты длинными волосками	4	4	4	—
051	—	Дагестанск. обл.	»	4	4	4	+ +
10	—	Херсонской губ.	»	4	4	4	+ +
01	—	Закаспійск. обл.	Цвѣт. чешуи желтыя	4	4	4	+ +

№№ сортов. №№ of varieties.	Названіе сорта. The market name of variety.		Откуда полученъ сортъ. Source whence obtained.	Сортовыя особенности. Special varietal characteristics.	Erysiphe graminis.	Puccinia coronifera.	Puccinia graminis.	Ustilago avenae
			25. A. sterilis L.					
28	—		Японія	Цвѣт. чешуи коричневыя, густо покрыты длинными волосками; зерно очень крупное .	—	2	4	4
012	—	оз.	Крымъ	Зерно мельче, чѣмъ у предыдущаго	4	4	4	4
013	—		?	. . . . .	4	4	4	—
			26. A. barbata Pott.					
270	—		?	Влагалище сильно опушенное	—	0	4	0
1	—		С. Персія	. . . . .	—	3½	4	—
2	—		»	. . . . .	—	3½	4	4 *)
3	—		Закаспійск. обл.	. . . . .	—	3½	4	4 *)
			27. A. wiestii Steud.					
271	—		Елизаветп. губ.	. . . . .	—	—	4	4
			28. A. clauda DR.					
270	—		Елизаветп. губ.	. . . . .	2½	3	4	4
4	—		Закаспійск. обл.	. . . . .	2½	3	4	4
			29. A. pilosa M. Bieb.					
270	—		Елизаветп. губ.	. . . . .	—	3	4	4
			30. A. elatior L.					
	—		?	. . . . .	—	1	4	0

*) Заразились только тычинки.
In these varieties only stamins were infected.

Отношеніе сортовъ ячменя къ паразитическимъ грибамъ.

Ячмени въ Московской губ. въ полевыхъ условіяхъ, гдѣ главнымъ образомъ велись наши наблюденія, меньше страдаютъ отъ ржавчины, чѣмъ пшеница и овесъ. Ржавчина, какъ листовая, такъ и стеблевая, появляется на ячменяхъ очень поздно и многіе сорта уходятъ отъ пораженія. Поэтому не для всѣхъ изслѣдованныхъ сортовъ удалось дать точную оцѣнку степени ихъ воспріимчивости.

Тѣ же сорта были высѣяны въ 1914 году въ Англіи для наблюденій надъ поражаемостью ихъ мучнистой росой—Erysiphe graminis DC. Особенно много было мучнистой росы на поляхъ близъ Кэмбриджа, гдѣ ячмень воздѣлывается въ большомъ количествѣ. Приведенныя въ таблицѣ данныя представляютъ максимальныя отмѣтки поражаемости мучнистой росой, наблюдавшейся на ячменѣ.

Для трехъ видовъ ржавчины—Puccinia simplex, P. glumarum и P. graminis—въ таблицѣ приведены максимальныя отмѣтки поражаемости за 5 лѣтъ по 4-хъ бальной шкалѣ, обозначая цифрой 4 наивысшую степень поражаемости растеній.

Для изученія отношенія сортовъ ячменя къ головневымъ грибамъ Ustilago nuda и U. hordei спеціальныхъ опытовъ съ искусственнымъ зараженіемъ спорами головни мы не ставили, такъ какъ, на основаніи наблюденій надъ естественной поражаемостью ячменя, а также на основаніи общихъ соображеній, изложенныхъ въ этой главѣ, мы не расчитывали найти формы, физіологически иммунныя къ этимъ паразитамъ. Въ таблицѣ приведены данныя полевыхъ наблюденій за 6 лѣтъ, какъ на участкѣ Московской Селекціонной станціи, такъ и въ другихъ районахъ, при чемъ воспріимчивость сорта къ головнѣ обозначается знакомъ +. Болѣе подробныхъ данныхъ о различіи въ поражаемости не приводится, потому что процентъ пораженныхъ растеній въ этомъ случаѣ почти исключительно обусловливается механическими особенностями цвѣтенія отдѣльныхъ сортовъ, напр., закрытымъ или открытымъ цвѣтеніемъ, облегчающимъ или затрудняющимъ доступъ заразѣ, а не физіологическими сортовыми различіями, которыя насъ особенно интересовали. Поэтому, при чтеніи таблицъ надо имѣть въ виду, что физіологически одинаково воспріимчивые сорта практически могутъ иногда замѣтно отличаться по степени пораженности въ связи съ особенностями цвѣтенія.

При ботаническомъ опредѣленіи разновидностей ячменя мы пользовались классификаціей Кернике (Arten und Varietäten des Getreides. 1885), переработанной Р. Э. Регелемъ. Опредѣленіе расъ сдѣлано по Регелю [1]).

---

[1]) Р. Э. Регель. Важнѣйшія разновидности и расы ячменей Россіи. Труды Бюро по Прикладной Ботаникѣ Т. III 1910.

Отношеніе сортовъ ячменя къ различнымъ грибнымъ заболѣваніямъ.

The Relation of Varieties of Barley to different fungous diseases.

№№ сортовъ. №№ of varieties.	Названіе сорта. The market name of variety.	Откуда полученъ сортъ. Source whence obtained.	Сортовыя особенности. Special varietal characteristics.	Puccinia simplex.	Puccinia glumarum.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Ustilago nuda Kell.	Ustilago hordei Kell.
	I. Hordeum vulgare L. subsp. hexastichum L.								
	1. var. parallelum Kcke.								
5	—	Breslau		4	4	4	4		
046	f. breve Regel	Бессарабск. губ.		3	—	—	4		
	2. var. pyramidatum Kcke.								
6	—	Vilmorin		4	4	4	4		
046	—	Ферганской обл.		4	4	4	4		
	3. var. gracilius Kcke.								
30	—	Breslau		3	4	4	4		
	II. H. vulgare L. subsp. tetrastichum Kcke.								
	4. var. pallidum Sér.								
12	—	Дагестанск. обл.		3	2½	4	4		
13	—	»		3	3	3	4		
27	—	Туркестанъ		3	4	3	4		
42	—	Ник.-Уссур. кр.		4	4	3	4		
054	f. saeptentrionale Reg.	Вологодск. губ.		4	4	4	4		
055	f. lapponicum Reg.	Архангельск. г.		4	4	4	4		
060	»	»		4	4	4	4		
075	f. mandshuricum Reg.	Канада		4	4	4	4		
059	f. præcox Reg.	Германія		2½	3	3	4		
061	f. aestivum Reg.	Бакинской губ.		4	2	3	4		
066	f. jarenskianum Reg.	Вологодск. губ.		4	4	4	4		
069	»	Пензенск. губ.		4	4	4	4		
074	f. hibernans Reg.	Дагестанск. обл.	оз.	4	3	—	4		
081	f. hibernaculum Reg.	Бакинской губ.	оз.	4	—	—	4		
	5. var. ricotense R. Regel.								
0102	f. Stassewitschi Reg.	Херсонск. губ.		4	2	—	4		
0103	f. kiarchanum Reg.	—		4	4	4	4		
083	f. Tarassewitschi Reg.			4	—	—	4		

№№ сортовъ. №№ of varieties.	Названіе сорта. The market name of variety.	Откуда полученъ сортъ. Source whence obtained.	Сортовыя особенности. Special varietal characteristics.	Puccinia simplex.	Puccinia glumarum.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Ustilago nuda Kell.	Ustilago hordei Kell.
			6. var. nigrum Willd.						
065	f. tanaiticum Reg.	Франція		4	4	4	4	+	
058	»	Донской обл.		4	2	4	4	+	
093	f. tagonrogense Reg.	Франція		4	3	2½	4	+	
052	f. elongatum Reg.	Закатальск. окр.	оз.	2½	3½	—	—	+	
			7. var. leiorrhynchium Kcke.						
50	f. Nekludowi Reg.	Донской обл.		4	2	2	4	+	
042	f. hirtiusculum Reg.	Донской обл.		2	—	—	4	+	
0105	f. scabriusculum Reg.	Курской губ.		3½	2½	4	4	+	
			8. var. Horsfordianum Wittm.						
095	—	Канада		4	4	4	4	+	
			9. var. coeleste L.						
092	f. violaceum Reg.	Полтавской губ.		3	3	2½	4	+	
087	f. Walpersii Reg.	Семирѣч. обл.		2½	2	2½	4	+	
091	f. parvum Reg.	Херсонской губ.		3	—	2½	—	+	
154	f. himalaense Reg.	Шугнанъ		3	4	—	4	+	
25	»	»		3	—	2½	4	+	
11	»	Дагестанск. обл.		2½	—	2	—	+	
31	f. parvum Reg.	Breslau		3	3	2½	4	+	
9	—	Туркестанъ		3	3½	2	—	+	
176	—	Киргизск. край		3	3	—	—	+	
139	f. himalaense Reg.	—		2½	3	—	4	+	
			10. var. trifurcatum Schlechtend.						
49	Nepal	Херсонской губ.		4	1	3½	4	+	
39	—	Breslau		4	1	3½	4	+	
			III. Hordeum distichum L.						
			11. var. spontaneum C. Koch.						
06	f. Korschinskianum Reg.	Бакинской губ.	оз.	2½	3	—	4	+	
001	—	Горная Бухара		—	3	4	4		
002	—	Закаспійск. обл.		—	3	3	4	+	
			12. var. nutans Schübl.						
019	f. canadense Reg.	Канада		4	4	3	4	+	
04	f. turkestanicum Reg.	Семирѣч. обл.		4	3½	3	4	+	
05	f. praecocius Reg.	Эриванск. губ.		4	3	3	4	+	
09	»	Терской обл.		3½	2½	2½	4	+	
016	f. wolgense Reg.	Саратовск. губ.		4	—	—	4	+	
021	f. chevalieri Reg.	Швеція		3	3	2	4	+	
022	f. europeum Reg.	Волынской губ.		4	3	2	4	+	

№№ сортовъ. №№ of varieties.	Названіе сорта. The market name of variety.	Откуда полученъ сортъ. Source whence obtained.	Сортовыя особенности. Special varietal characteristics.	Puccinia simplex.	Puccinia glumarum.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Ustilago nuda Kell.	Ustilago hordei Kell.
037	f. europeum Hanchen	Svalöf		4	3	1	4	+	
01	f. colchicum Reg.	Тифлисской губ.	Листва узкая	3	2½	3	4	+	
02	»	Кутаисская губ.	Листва широкая	3½		2½	4	+	
03	f. princeps Reg.	Svalöf		3½	3	2½	4	+	
030	f. germanicum Reg. Franken-gerste	Германія		3	—	2½	4	+	
19	Hallett's Chevalier	Breslau		4	1	—	4	+	
23	Hallett's pedigree	»		4	—	2	4	+	+
33	Behrens Chevalier	Breslau		4	—	2	4	+	+
35	Kwassitzer Hanna	»		4	3	2	4	+	+
40	Ideal	Loosdorf		3	2½	2½	4	+	+
46	Hanna	Моравія		3	4	3	4	+	+
			13. var. erectum Schübl.						
011	f. suecicum Reg.	С. Америка		3½	3	2	4	+	+
013	f. anglicum Reg.	Канада		3½	3	2½	4	+	+
023	Cou de Cygne	Svalöf		3	—	2	4	+	+
47	Goldtorp	»		4	3	3½	4	+	+
			14. var. zeocrithum L.						
1	—	Vilmorin		4	—	4	4	+	+
39	—	Breslau		4	—	4	4	+	
			15. var. medicum Kcke.						
015	f. elisabethpolense Reg.	Эриванской губ.		3½	3½	3	4	+	
017	f. decolarotoides Reg.	Полтавской губ.		2	—	—	4	+	
018	f. Werneri Reg.	Самарской губ.		1	—	—	4	+	
			16. var. nigrescens Sér.						
032	f. Vilmorenianum Reg.	Vilmorin		3½	3	2½	4	+	
			17. var. persicum Kcke.						
029	f. eriwanense Reg.	Эриванской губ.		2	—	2	4	+	
003	»	Персія		2	—	—	4	+	
			18. var. Brauni Kcke.						
4	—	Vilmorin		3½	3	4	4	+	
			19. var. nudum L.						
45	Голый двурядный	Черниговск. губ.		3½	—	4	4	+	
08	—	Семирѣч. обл.		3½	—	4	—	+	
			20. var. deficiens Steud.						
36	—	Breslau		4	—	2	4	+	+
0 14	—	Кубанской обл.		3	4	3½	4	+	

№№ сортов. №№ of varieties.	Названіе сорта. The market name of variety.	Откуда полученъ сортъ. Source whence obtained.	Сортовыя особенности. Special varietal characteristics.	Puccinia simplex.	Puccinia glumarum.	Erysiphe graminis.	Puccinia graminis.	Ustilago nuda Kell.	Ustilago hordei Kell.
			21. var. abyssinicum Sér.						
21	—	Breslau		4	2	4	4	+	+
			22. var. Steudeli Kcke.						
22	—	Breslau		4	2	4	4	+	+
			23. var. macrolepis A. Br.						
20	—	Breslau		4	3	2½	4	+	
			24. var. nudodeficiens R. Regel.						
10	—	Дагестанск. обл.		2½	—	2	4	+	+

Закономѣрности въ распредѣленіи иммунитета среди сортовъ хлѣбныхъ злаковъ.

Первое, что обнаруживаютъ характеристики сортовъ пшеницы, овса и ячменя,—весьма различное реагированіе однихъ и тѣхъ же сортовъ по отношенію къ разнымъ видамъ паразитическихъ грибовъ. Въ то время, какъ по отношенію къ бурой, желтой, корончатой и ячменной ржавчинѣ (*P. triticina, P. glumarum, P. coronifera* и *P. simplex* и мучнистой росѣ *(Erysiphe graminis)* имѣется значительное число иммунныхъ сортовъ, по отношенію къ линейной ржавчинѣ—*Puccinia graminis* и головневымъ грибамъ *(Ustilago* и *Tilletia)* иммунныхъ сортовъ или совершенно нѣтъ, или ихъ очень мало, и таковыми являются крайнія морфологическія формы.

Въ таблицахъ приведены данныя только для сортовъ, наиболѣе рѣзко отличающихся по морфологическимъ и физіологическимъ признакамъ, въ общемъ дающимъ достаточно полное представленіе о сортовомъ полиморфизмѣ пшеницы, овса и ячменя, но если бы взять и большее число сортовъ, то положеніе осталось бы неизмѣннымъ. Такъ, изъ общаго числа 400 съ лишнимъ сортовъ овса изъ разныхъ районовъ Европы, Азіи и С. Африки, изслѣдованныхъ нами въ отношеніи ржавчины (см. «Матеріалы») только два сорта, приведенные въ таблицахъ, оказались сравнительно устойчивыми къ линей-

ной ржавчинѣ. Безнадежны поиски и сортовъ культурныхъ овсовъ (A. sativa), иммунныхъ къ головнѣ, кромѣ немногихъ расъ Avena strigosa, A. brevis и A. byzantina, приведенныхъ въ сводной таблицѣ. Такъ же обстоитъ дѣло и съ пшеницами. Даже однозернянки, выдѣляющіяся исключительной стойкостью къ заболѣваніямъ, лишь въ слабой мѣрѣ иммунны противъ линейной ржавчины; при позднемъ посѣвѣ поражаются ею и твердыя пшеницы. Воспріимчивыми къ P. graminis оказались и всѣ сорта ячменя.

Совершенно нѣтъ сортовъ ячменя, физіологически иммунныхъ къ видамъ головни—Ustilago nuda Kell. и U. hordei Kell. Не сказываются сортовыя отличія и на воспріимчивости пшеницы къ пыльной головнѣ—Ustilago tritici Jensen. Всѣ виды пшеницы, не исключая однозернянокъ и эммеровъ, при искусственномъ зараженіи цвѣтовъ спорами этого гриба оказались воспріимчивыми къ пыльной головнѣ *). Твердыя пшеницы (T. durum), считаемыя нѣкоторыми авторами почему-то иммунными къ пыльной головнѣ, поражаются ею въ сильной степени въ естественныхъ условіяхъ, какъ намъ пришлось убѣдиться лѣтомъ 1917 года въ Самарской губ. на Красно-Кутскомъ опытномъ полѣ на большой коллекціи твердыхъ пшеницъ В. С. Богдана. Процентъ заражаемости для многихъ разновидностей T. durum колебался между 5—15% отъ общаго числа растеній на дѣляпкахъ. Послѣ многократныхъ неудачныхъ опытовъ зараженія, въ 1918 г. оказалась въ числѣ поражаемыхъ и «Персидская пшеница» T. vulgare var. fuliginosum Al. №173, абсолютный иммунитетъ которой къ мучнистой росѣ и другія своеобразныя особенности (см. въ слѣд. гл.) заставляли насъ искать въ ней иммунитета къ пыльной головнѣ.

Отношеніе сортовъ пшеницы къ твердой головнѣ.

Мы не нашли также сортовъ пшеницы, иммунныхъ къ твердой или вонючей головнѣ—Tilletia tritici Wint. И твердыя пшеницы и однозернянки сильно поражаются этимъ грибомъ при искусственномъ зараженіи. Сильно воспріимчивой проявила себя и вышеупомянутая «Персидская пшеница». Въ опытахъ Kirchner'a (92, 93, 94) воспріимчивыми оказались всѣ ботаническія разновидности эммера (T. dicoccum) и англійскихъ пшеницъ (T. turgidum). Принимая во вниманіе самый разнородный ботаническій составъ изслѣдованныхъ сортовъ и безразличное отношеніе твердой головни ко всѣмъ видамъ пшеницы, мы пришли къ выводу, что иммунныхъ сортовъ къ этому грибу нѣтъ.

Въ противорѣчіи съ нашимъ выводомъ стоятъ данныя Kirchner'a, который изслѣдовалъ около 400 сортовъ озимой и яровой пшеницы и нашелъ, что нѣкоторые сорта не поражались или поражались въ слабой

*) Небольшія различія въ поражаемости сортовъ головней, отмѣчаемыя въ культурѣ, обусловливаются повидимому, не различіями въ воспріимчивости, а особенностями цвѣтенія сортовъ.

степени (отъ 1 до 4%). Къ числу устойчивыхъ сортовъ Кирхнеръ въ послѣдней своей работѣ (1916) относитъ слѣдующіе сорта:

изъ озимыхъ:

1. T. vulgare var. albidum Al. Lübnitzer heller N° 15.
2. » » » velutinum Schübl. Cimbals Fürst Hatzefeld N° 174.
3. » » » » » Fürst Hatzfeld N° 175.
4. » » » » » Hohenheimer N° 77. N° 176.
5. » Spelta var. Alefeldii Kcke. Blauer Winter-Kolben N° 317.
6. » » » » » Dicht. blauer samt. Kolben N° 318.
7. » » » » » Lockerer blauer samt. Kolben N° 319.
8. » » » » » Roter Tiroler Kurzährig N° 336.

изъ яровыхъ:

9. T. vulgare var. lutescens Al.—Galizischer Kolben N° 207.
10. » » » » » — » » v. Beselers N° 208.
11. » » » » » — » » v. Buschow N° 209.
12. » » » » » — » » v. Gernheim N° 210.
13. » » » » » — » » v. Hadmersleben N°211.
14. » » » » » — » » v. Helmstedt N° 212.
15. » » » » » — » » v. Nakel N° 213.
16. » » » » » — » » v. Tabor N° 214.
17. » » » » » — » » v. Wormen N° 215.
18. » » » albidum Al.—Richelle blanche hative N° 185.
19. » » » milturum Al.—Pedigree-Zücht. aus böhm. Ww. N° 243.
20. » » » lutescens Al.—Odessa sans barbe N° 228.
21. » » » pyrothrix Al.—Rot. Schlanstedter v. Neuhof N° 250.
22. » turgidum var pseudocervinum Kcke—Roter kahler Wunderweizen N° 290.
23. » durum var. affine Kcke.—Weisser kahler weissbegr. N° 291.
24. » » » Reichenbachii Kcke.—Weisser kahler schwarzberg. N° 303.
25. » » » obscurum Kcke.—Blauer kahler rotkörniger N° 301.
26. » » » campylodon Kcke. Palermo N° 294.
27. » » » leucomelan Al.—Griechischer N° 296.
28. » » » » » —Ohio N° 297.
29. » polonicum var. attenuatum Kcke.—Dickähriger N° 370.
30. » » » nigrobarbatum Desv.—Schwarzbärtiger N° 380.
31. » Spelta var. amissum Kcke.—Blauer kahler N° 347.
32. » » » coeruleum Al.—Blauer samt. Sommerdinkel N° 348.
33. » monococcum Rotes N° 386.
34. » » » Rotes samtiges N° 387.

Огромное большинство другихъ сортовъ, изслѣдованныхъ Кирхнеромъ (болѣе 300), принадлежащихъ ко всѣмъ восьми ботаническимъ видамъ пшеницы, въ согласіи съ нашими данными, болѣе или менѣе сильно поражалось твердой головней.

Устойчивость этихъ 34 сортовъ къ твердой головнѣ намъ представляется сомнительной и для нѣкоторыхъ изъ нихъ воспріимчивость уже доказана. Такъ, Hecke (11), повторивъ опыты съ зараженіемъ нѣкоторыхъ изъ этихъ сортовъ, нашелъ, что галиційскія пшеницы, принадлежащія къ разновидности Tr. vulgare var. lutescens дали не менѣе 50% пораженныхъ колосьевъ: Odessa sans barbe (var. lutescens) дала 39,2% зараженныхъ колосьевъ: твердая пшеница—var. leucomelan—Ohio No.297 — 69,9%: Triticum polonicum—31,9%. Изслѣдовавшіеся сорта были получены Hecke непосредственно отъ Kirchner'a. Опушенная яровая, красноколосая однозерянка (Tr. monococcum) и Tr. durum var. affine, которыя Кирхнеръ считаетъ устойчивыми, въ нашихъ опытахъ съ зараженіемъ твердой головней очень сильно поражались ею (болѣе 50% всѣхъ

растеній). Повидимому, отсутствіе зараженія указанныхъ сортовъ въ опытахъ Kirchner'a объясняется, несмотря на повторные опыты, неудачей инфекціи. Насколько надо быть осторожнымъ въ опредѣленіи устойчивости сорта къ твердой головнѣ, показываетъ примѣръ сорта Medeah (Tr. durum var. erythromelan), сообщаемый Mac Alpine'омъ (118). Въ Австраліи въ агрономическомъ колледжѣ въ Dookie велись въ теченіе нѣсколькихъ лѣтъ обширныя изслѣдованія съ цѣлью выведенія пшеницы, устойчивой къ твердой головнѣ. Въ результатѣ былъ найденъ только одинъ устойчивый сортъ твердой пшеницы—Medeah, съ которымъ былъ произведенъ рядъ скрещиваній съ цѣлью сочетанія иммунитета къ головнѣ съ другими сортовыми качествами. Для провѣрки иммунитета Medeah, сѣмена ея были переданы Mac Alpine'у. Результаты своего изслѣдованія онъ резюмируетъ въ слѣдующихъ словахъ: «Медея, которую считали устойчивой въ Dookie въ 1908 году, оказалась сильно воспріимчивой у меня въ 1909 году, давъ 46,6% зараженныхъ растеній» [1]).

Въ таблицахъ Кирхнера имѣются аналогичные случаи, когда сортъ, не заражавшійся въ теченіе 2—3 лѣтъ, на 3-й или 4-й годъ при благопріятныхъ условіяхъ инфекціи оказывался сильно воспріимчивымъ. Такъ, сортъ Rimpaus roter Schlanstedter No. 247 (Tr. vulgare var. pyrothrix), четыре года фигурировавшій въ спискахъ непораженныхъ (92, 93, 94), на 5-й годъ далъ 45,4% зараженныхъ колосьевъ [2]).

Способъ зараженія сѣмянъ путемъ встряхиванія ихъ въ сухомъ видѣ со спорами головни, примѣнявшійся Кирхнеромъ (92), вообще мало надеженъ, такъ какъ къ сортамъ съ мало развитыми волосками на верхней части зерна (какъ у твердыхъ и польскихъ пшеницъ) пристаетъ сравнительно мало споръ, въ этомъ отношеніи нашъ способъ является болѣе надежнымъ. Возможно, впрочемъ, что даже при условіи обсѣмененія сѣмянъ спорами, инфекція можетъ не произойти, если періодъ прорастанія сѣмянъ не совпадетъ съ прорастаніемъ споръ гриба; отсюда малая доказательность единичныхъ отрицательныхъ опытовъ съ зараженіемъ головневыми грибами.

Но во всякомъ случаѣ и данныя Кирхнера свидѣтельствуютъ о томъ, что сортовыя и видовыя различія пшеницъ, на которыя реагируютъ желтая и бурая ржавчина и мучнистая роса, не различаются твердой головней.

Чтобы понять столь различное отношеніе однихъ и тѣхъ же сортовъ злаковъ къ разнымъ паразитическимъ грибамъ, отсутствіе иммунныхъ сортовъ къ однимъ паразитическимъ грибамъ и изобиліе иммунныхъ

---

[1]) «Medeah, which was bunt—proof at Dookie in 1908 turned out to be quite susceptible with us in 1909, having 46, 6 per cent of bunt.» (стр. 287).

[2]) На Московской Селекціонной Станціи нѣсколько сортовъ, считавшихся Кирхнеромъ устойчивыми въ 1908 году, оказались при провѣркѣ сильно воспріимчивыми къ твердой головнѣ. Получивъ въ 1916 году послѣднюю работу Кирхнера, мы увидѣли, что нѣкоторые изъ этихъ сортовъ (Japhet и др.) перестали и у Кирхнера фигурировать въ спискѣ устойчивыхъ.

сортовъ по отношенію къ другимъ паразитамъ, надо искать объясненія прежде всего въ особенностяхъ самихъ паразитовъ, такъ какъ сортовыя отличія только въ отношеніи нѣкоторыхъ видовъ грибовъ какъ бы теряютъ свое значеніе.

Различіе въ спеціализаціи паразитическихъ грибовъ по растеніямъ-хозяевамъ, какъ основной факторъ въ опредѣленіи иммунитета сортовъ.

Главное біологическое и физіологическое различіе между паразитическими грибами, въ которомъ прежде всего нужно искать объясненія безразличному отношенію сортовъ къ однимъ паразитамъ и сортовой чувствительности къ другимъ,—заключается въ различной степени спеціализаціи паразитовъ по родамъ и видамъ хозяевъ-растеній. Въ этомъ отношеніи виды и расы («біологическіе виды») паразитическихъ грибовъ представляютъ весьма рѣзкія различія отъ строгаго ограниченія въ паразитизмѣ однимъ видомъ растенія до широкой полифагіи и полнаго индеферентизма къ субстрату-хозяину.

Обращаясь къ явленіямъ спеціализаціи у паразитовъ хлѣбныхъ злаковъ, мы находимъ, что какъ разъ тѣ виды грибовъ, въ отношеніи которыхъ сортовыя различія совершенно не проявляются или проявляются въ слабой степени, сравнительно мало спеціализованы и могутъ паразитировать не только на большомъ числѣ видовъ одного и того же рода, но и на разныхъ родахъ злаковъ.

Такъ, Puccinia graminis forma avenae, паразитирующая на культурныхъ овсахъ и сильно поражающая дикіе овсюги, по изслѣдованіямъ Eriksson'a, Carleton'a, Ячевскаго и др. (42, 27, 78), можетъ заражать такія растенія, какъ Avena pubescens, A. elatior, Alopecurus pratensis, Millium effusum, Lamarkiana aurea, Bromus arvensis, Festuca ovina, Phalaris canariensis, Briza maxima, Phleum asperum, Agrostis scabra, Holcus mollis, Koeleria cristata и нѣкоторые другіе виды, т.-е. эта форма гриба очень мало разборчива въ злакахъ-хозяевахъ, откуда слѣдуетъ и полная неразборчивость ея въ сортовыхъ отличіяхъ овса.

Puccinia graminis forma hordei, поражающая всѣ сорта ячменей, по изслѣдованіямъ Eriksson'a, заражаетъ Hordeum murinum, H. comosum, H. jubatum, а также рожь, Triticum repens, T. caninum, Elymus arenarius, Bromus secalinum.

Puccinia graminis forma tritici, нѣсколько болѣе разборчивая къ сортовымъ особенностямъ пшеницы (сравнительно слабѣе поражаются однозерянки, нѣкоторыя твердыя пшеницы и эммеры), соотвѣтственно болѣе спеціализована, чѣмъ предыдущія формы линейной ржавчины. Согласно изслѣдованіямъ въ Швеціи, Германіи, Швейцаріи, Индіи и Ю. Африкѣ (42, 60, 26), этотъ грибъ заражаетъ различные виды Triticum, въ слабой степени рожь и ячмень и не переходитъ на болѣе отдаленные роды злаковъ. Но полнаго единогласія данныхъ относительно спеціализаціи этого гриба нѣтъ (см. гл. 3-ю и 7-ю). Нѣкоторые авторы (Carleton, Stakman, Gassner) считаютъ даже, что линейная ржавчина съ пшеницы переходитъ на другіе злаки. А. А. Ячевскій полагаетъ,

что P. graminis f. tritici не переходитъ и на ячмень, T. repens, по опытамъ Stakman'a, заражается только въ слабой степени (177).

Ustilago nuda Keller. et Swingle, заражающая всѣ сорта ячменя, по опытамъ Lang'a (110), можетъ поражать и пшеницу.

Tilletia tritici Wint., поражающая всѣ восемь видовъ культурныхъ пшеницъ, какъ показали наши опыты, сильно поражаетъ также и нѣкоторые виды рода Aegilops (см. таблицы). При зараженіи сѣмянъ вида Aegilops cylindrica Host спорами твердой головни, взятыми съ пшеницы (сѣмена для зара-

Рис. 2. Справа изображенъ нормальный непораженный колосъ Aegilops cylindrica Host. Слѣва колосъ, зараженный твердой пшеничной головней — Tilletia tritici Wint. (колоски вздуты).

On the right is represented a normal non-infected ear of Aegilops cylindrica Host. On the left an ear infected by Tilletia tritici Wint. taken from wheat (spikelets are enlarged).

Рис. 3. Колосъ ржи (Secale cereale), пораженный пшеничной пыльной головней (Ustilago tritici). Найденъ въ С. Персіи, около Хамадана, въ полѣ среди пшеницы, засоренной рожью.

Secale cereale, infected by wheat smut, Ustilago tritici. Found by the author in N. Persia near Hamadan in a field of wheta, where rye was growing as a weed.

женія освобождались отъ цвѣтковыхъ и колосковыхъ чешуй), оказалось 80% зараженныхъ растеній (см. фотографію).

Ustilago tritici Jensen, одинаково поражающая всѣ сорта пшеницы, считается видомъ, пріуроченнымъ исключительно къ пшеницѣ, но у насъ имѣются основанія сомнѣваться въ строгой спеціализаціи этого паразита. Въ 1916 году въ Персіи въ Хамаданской провинціи, въ 100 верстахъ къ сѣверу отъ Хамадана, среди поля озимой пшеницы, сильно засореннаго рожью [1]), намъ пришлось найти два колоса ржи, пораженныхъ пшеничной пыльной головней—Ustilago tritici Jens. (см. фотографію). Что въ этомъ случаѣ на ржи была именно пшеничная пыльная головня, а не какой-либо другой видъ или новая раса пыльной головни, спеціально паразитирующая въ Персіи на ржи, доказываетъ, во-первыхъ, полное морфологическое сходство съ пыльной головней, собранной на этомъ же полѣ на пшеницѣ, во-вторыхъ, то, что до сихъ поръ, насколько намъ извѣстно, на ржи не было установлено самостоятельной формы пыльной головни, и, въ-третьихъ, то обстоятельство, что пшеница на наслѣдованномъ полѣ была сильно поражена пыльной головней, и рожь, произрастая среди пшеницы, несомнѣнно, находилась въ благопріятныхъ условіяхъ для инфекціи. Повидимому, въ естественныхъ условіяхъ зараженіе головней ржи съ пшеницы представляетъ рѣдкое явленіе, такъ же, какъ зараженіе пшеницы пыльной головней съ ячменя (110).

Ustilago avenae Jensen, хотя и пріурочена къ роду Avena, заражаетъ въ сильной степени, кромѣ культурныхъ овсовъ, многіе дикіе виды Avena, какъ A. Ludoviciana Dur., A. sterilis L., A. clauda DR., A. pilosa M. Bieb., A. Wiestii Steud., A. barbata Pott., морфологически весьма отличные отъ A. sativa, и поэтому понятно, что овсяная головня мало различаетъ сортовыя различія культурныхъ овсовъ.

Ustilago hordei Kell. et Sw. не различаетъ сортовъ ячменя, но все же болѣе спеціализована, чѣмъ U. nuda, и не переходитъ, какъ эта послѣдняя, на пшеницу (Lang, 110); переходитъ ли она на дикіе виды ячменя, какъ Hordeum murinum, H. bulbosum, H. jubatum, остается невыясненнымъ (безразличное отношеніе сортовъ къ этой головнѣ, какъ увидимъ ниже, можно объяснить и иными причинами). Во всякомъ случаѣ, надо имѣть въ виду, что всѣ головневые грибы, въ цѣломъ, какъ группа, менѣе разборчивы въ субстратѣ, чѣмъ ржавчинковые и мучнисторосые грибы, о чемъ свидѣтельствуетъ возможность культуры ихъ даже на искусственныхъ средахъ.

Обращаясь къ паразитамъ, къ которымъ сорта хлѣбныхъ злаковъ обнаруживаютъ рѣзкія различія по воспріимчивости: къ желтой, бурой и ячменной ржавчинѣ и къ мучнистой росѣ, мы находимъ, что эти грибы въ противуположность предыдущимъ, строго спеціализированы не только по отдѣльнымъ родамъ, но даже по видамъ.

---

[1]) Н. Вавиловъ. О происхожденіи культурной ржи. Труды Бюро по прикладной ботаникѣ. 1917.

Такъ, бурая ржавчина — P. triticina Eriks., по отношенію къ которой имѣется большое число иммунныхъ сортовъ, по изслѣдованіямъ Eriksson'a, Klebahn'a и Carleton'a, паразитируетъ исключительно на пшеницахъ и не заражаетъ даже видовъ Triticum repens и T. caninum.

Puccinia glumarum Eriks. forma tritici, согласно опытамъ Эриксона, ограничена въ своемъ паразитизмѣ видами культурныхъ пшеницъ и не переходитъ на другіе виды рода Triticum.

Puccinia glumarum forma hordei заражаетъ только видъ Hordeum vulgare (включая H. distichum) и не переходитъ на другіе виды рода Hordeum, не говоря уже о другихъ родахъ.

Puccinia simplex Eriks.—ячменная ржавчина, по даннымъ Эриксона, подтверждаемымъ и другими изслѣдователями, пріурочена къ виду Hordeum vulgare—культурнымъ ячменямъ и близкимъ къ нимъ расамъ дикаго ячменя — Hordeum distichum var. spontaneum.

Erysiphe graminis DC.—мучнистая роса, какъ показали изслѣдованія Marchal'я, Salmon'a и Reed'a, состоитъ изъ большого числа самостоятельныхъ біологическихъ формъ, при чемъ каждая изъ нихъ паразитируетъ на опредѣленномъ видѣ или родѣ злаковъ. Такъ, Erysiphe graminis forma hordei, живущая на культурныхъ ячменяхъ, не переходитъ даже на близкіе виды Hordeum maritinum, H. secalinum, H. jubatum, H. murinum, H. bulbosum. Пшеничная мучнистая роса — forma tritici ограничена видами культурныхъ пшеницъ и родственнымъ съ ними дикимъ эммеромъ Tr. dicoccoides, найденнымъ Ааронсономъ въ Палестинѣ. Tr. repens и Tr. caninum не заражаются ею. Въ слабой степени она заражаетъ только нѣкоторые виды Aegilops (см. таблицу), генетически особенно близко стоящіе къ пшеницѣ.

Erysiphe graminis f. avenae, поражающая огромное большинство культурныхъ овсовъ, за исключеніемъ видовъ A. brevis и A. strigosa, сравнительно менѣе спеціализована, чѣмъ обѣ предыдущія формы, и, по опытамъ Reed'a (147), заражаетъ (при искусственномъ зараженіи молодыхъ растеній подъ стеклянными колпаками) многіе виды овса; совершенно не заразились въ его опытахъ только Avena sempervirens Vill. и A. bromoides Gesc., но и эта форма мучнистой росы не выходитъ въ своемъ паразитизмѣ за предѣлы рода Avena, какъ это наблюдается въ предыдущей группѣ менѣе спеціализованныхъ грибовъ.

Корончатая ржавчина — Puccinia coronifera Kleb. forma avenae, по изслѣдованіямъ Eriksson'a, Klebahn'a и Mühlethaler'a, ограничена въ ея паразитизмѣ видами рода Avena, при этомъ, по нашимъ наблюденіямъ, она не переходитъ съ Avena sativa на

Avena elatior L. Дѣлянки съ растеніями этого вида въ Петровско-Разумовскомъ оставались въ нашихъ опытахъ совершенно не пораженными, въ то время, какъ рядомъ съ ними воспріимчивые сорта Avena sativa были сплошь поражены P. coronifera. Нѣкоторые авторы, какъ Treboux [1]) и Carleton (27), указываютъ на возможность пораженія ею и другихъ злаковъ, напр., Lolium, Agropyrum, Secale (!), Triticum (!) и др., но этимъ даннымъ совершенно противорѣчатъ опыты Eriksson'a, Klebahn'a, Mühlethaler'a и наши наблюденія. Опыты зараженія видовъ Lolium (L. temulentum, L. multiflorum и др.) уредоспорами коронча той ржавчины съ овса, поставленные въ 1918 году С. П. Зыбиной на Моск. Селекціонной станціи, дали опредѣленно отрицательные ре зультаты.

Въ общемъ, по степени спеціализаціи овсяная корончатая ржавчина приближается къ овсяной мучнистой росѣ и оба гриба въ этомъ отношеніи занимаютъ промежуточное мѣсто между типичными представителями первой мало спеціализованной и второй узко спеціализованной группой паразитовъ злаковъ, чему соотвѣтствуетъ сравнительно меньшее число сортовъ овса, иммунныхъ къ этимъ грибамъ.

Такимъ образомъ, спеціализація паразитовъ опредѣляетъ у злаковъ въ первую очередь существованіе въ предѣлахъ вида или рода расъ иммунныхъ къ нимъ. Чѣмъ слабѣе выражена спеціализація паразита по родамъ и видамъ растеній-хозяевъ, тѣмъ меньше шансовъ на существованіе (а слѣдовательно и нахожденіе) устойчивыхъ сортовъ. Разъ грибъ не разбираетъ родовыхъ и видовыхъ особенностей, мало вѣроятія, чтобы онъ реагировалъ и на сравнительно менѣе глубокія морфологическія и физіологическія особенности сортовъ въ предѣлахъ одного изъ видовъ, входящихъ въ кругъ его хозяевъ; наоборотъ, узкая спеціализація, ограниченная предѣлами одного или немногихъ близко стоящихъ видовъ, какъ правило, связана съ различіями въ реагированіи паразита на сортовыя особенности. Приведенная ниже таблица наглядно показываетъ зависимость проявленія сортового иммунитета отъ степени спеціализаціи паразитовъ.

---

[1]) Treboux O. Infectionsversuche mit parasitischen Pilzen. III. Annales mycologici. X т. 1912.

Зависимость проявленія сортового иммунитета отъ степени спеціализаціи паразитовъ у хлѣбныхъ злаковъ.

Названіе паразита.	Спеціализація паразита.	Списокъ родовъ и видовъ злаковъ, поражаемыхъ грибомъ.	Культурное растеніе, на которомъ живетъ паразитъ.	Имѣются ли иммунные къ этому паразиту сорта?
Claviceps purpurea.	Очень слабая.	Secale, Anthoxanthum, Hierochloa, Hordeum, Dactylis, Phalaris, Briza, Calamagrostis, Poa, и др. роды	Рожь.	Нѣтъ.
Pucc. graminis f. avenae.	Очень слабая.	Avena, Alopecurus, Millium, Lamarkiana, Bromus, Festuca, Phalaris, Briza, Agrostis и др. роды	Овесъ.	Нѣтъ (изъ 450 изслѣдованныхъ сортовъ только 2 оказались нѣсколько менѣе воспріимчивы.
P. graminis f. hordei.	Слабая.	Hordeum, Triticum repens, T. caninum, Elymus arenarius, Bromus secalinum	Ячмень.	Нѣтъ.
P. graminis f. tritici.	Слаб. (приближается къ средней).	Triticum, въ слабой степени Hordeum, Secale (?)	Пшеница.	Въ общемъ всѣ сорта воспріимчивы, но все же нѣкоторыя твердыя пшеницы, эммеры и однозерянки поражаются сравнительно меньше.
Ustilago nuda Kell.	Слабая.	Hordeum vulgare, Triticum vulgare (Lang).	Ячмень.	Нѣтъ.
Ustilago tritici Jen.	Слабая.	Всѣ виды культурныхъ пшеницъ, Secale cereale	Пшеница.	Нѣтъ.
Ustilago avenae Jens.	Средняя.	Avena sativa, A. fatua, A. Ludoviciana, A. sterilis, A. clauda, A. pilosa, A. barbata, A. Wiestii	Овесъ.	Иммунны только немногія расы, принадлежащія къ видамъ генетически обособленнымъ отъ A. sativa, какъ A. brevis, A. strigosa, A. byzantina.
Tilletia tritici Win.	Слабая.	Всѣ восемь видовъ культурныхъ пшеницъ, Aegilops cylindrica, A. ventricosa	Пшеница.	Нѣтъ.
Puccinia coronifera.	Средняя.	Avena; но не всѣ виды; такъ, не поражаются: A. elatior L., A. byzantina, и др.	Овесъ.	Имѣются: огромное большинство сортовъ A. sativa воспріимчивы.

Названіе паразита.	Специализація паразита.	Списокъ родовъ и видовъ злаковъ, поражаемыхъ грибомъ.	Культурное растеніе, на которомъ живетъ паразитъ.	Имѣются ли иммунные къ этому паразиту сорта?
Erysiphe graminis f. avenae.	Средняя.	Avena; но не всѣ виды; не поражаются: A. sempervirens, A. bromoides, A. brevis	Овесъ.	Имѣются огромное большинство сортовъ воспріимчиво
Er. graminis f. tritici.	Узкая.	Triticum sativum въ широкомъ смыслѣ, притомъ многія формы эммеровъ совершенно не поражаются	Пшеница.	Имѣются въ значительномъ числѣ.
Er. graminis f. hordei.	Узкая.	Hordeum vulgare . . .	Ячмень.	Имѣются въ значительномъ числѣ.
Puccinia simplex.	Узкая.	Hordeum vulgare. . .	Ячмень.	Имѣются — значительное число.
Puccinia glumarum f. hordei.	Узкая.	Hordeum vulgare . . .	Ячмень.	Имѣются — значительное число.
P. glumarum f. tritici.	Узкая.	Triticum sativum . .	Пшеница.	Имѣются въ очень большомъ числѣ.
Puccinia triticina.	Узкая.	Triticum sativum . .	Пшеница.	Имѣются въ большомъ числѣ.
Helminthosporium gramineum Rabh.	Узкая.	Hordeum vulgare . . .	Ячмень.	Имѣются въ значительномъ числѣ.

Исходя изъ этой правильности, ясно, что нахожденіе сортовъ ржи, иммунныхъ къ спорыньѣ — Claviceps purpurea, является совершенно невѣроятнымъ, такъ какъ, по изслѣдованіямъ Stäger'a, ржаная спорынья свободно переходитъ со ржи на ячмень, Anthoxanthum odoratum, Dactylis и длинный рядъ другихъ родовъ злаковъ. Небольшія различія въ поражаемости разныхъ сортовъ ржи, которыя можно наблюдать въ нѣкоторые годы, обусловливаются не различіями въ иммунитетѣ отдѣльныхъ формъ ржи, а исключительно различіями въ строеніи цвѣточныхъ чешуй, препятствующихъ или облегчающихъ доступъ споръ къ завязямъ. Наоборотъ, виды Helminthosporium, поражающіе овесъ и ячмень, какъ показали опыты Kölpin Ravn'a, узко специализованы въ своемъ паразитизмѣ и a priori можно бы разсчитывать на существованіе иммунныхъ сортовъ овса и ячменя къ этому заболѣванію. Приведенныя въ I-й главѣ данныя подтверждаютъ это предположеніе.

Но различіе въ біологической индивидуальности гриба и спеціализаціи паразитовъ въ состояніи объяснить только, почему по отношенію къ одному паразиту есть иммунные сорта, а по отношенію къ другому ихъ совершенно нѣтъ. На второй вопросъ, почему по отношенію къ узко спеціализованнымъ паразитамъ одни сорта воспріимчивы, другіе воспріимчивы въ слабой степени, а третьи иммунны, разъясненіе можетъ дать лишь изученіе самихъ растеній, изученіе сортовой индивидуальности.

Генетическая группировка сортовъ, какъ второй основной факторъ въ распредѣленіи иммунитета.

Вематриваясь въ таблицахъ въ распредѣленіе иммунитета по сортамъ пшеницы по отношенію къ бурой и желтой ржавчинѣ, спеціализація которыхъ по хозяевамъ-растеніямъ совершенно одинакова, мы найдемъ, что цѣлые полиморфные ботаническіе виды, включающіе большое число разновидностей и расъ—Tr. durum., Tr. polonicum и T. turgidum — въ одинаковой мѣрѣ устойчивы къ этимъ грибамъ, т.-е. всѣ сорта, принадлежащіе къ этимъ видамъ, иммунны къ желтой и бурой ржавчинѣ. Случайнаго подбора сортовъ быть здѣсь не могло, это же отношеніе наблюдалось и у многихъ другихъ сортовъ, не вошедшихъ въ эти таблицы (см. «Матеріалы») Въ коллекціи проф. Percival'я мы имѣли возможность провѣрить эту характеристику на 206 сортахъ твердыхъ пшеницъ, собранныхъ со всего свѣта, а также изслѣдовать 42 сорта англійскихъ пшеницъ и большую часть всѣхъ извѣстныхъ разновидностей польской пшеницы и всѣ они проявили себя въ значительной мѣрѣ иммунными; изъ 206 сортовъ твердой пшеницы только три сорта оказались въ слабой степени воспріимчивыми къ желтой ржавчинѣ: одна Абиссинская раса съ пурпуровымъ зерномъ, одна раса изъ Персіи и одна изъ Индіи (отмѣтка—3 по 4-хъ бальной шкалѣ)[1]).

Такимъ образомъ эти три генетически обособленные вида пшеницы, несмотря на большое количество разновидностей и расъ, относящихся къ нимъ, характеризуются вполнѣ опредѣленной реакціей на спеціализованныхъ паразитовъ и принадлежность сорта къ этимъ видамъ опредѣляетъ его иммунитетъ къ спеціализованнымъ паразитическимъ грибамъ. Самое сходство реакцій этихъ трехъ видовъ весьма понятно съ генетической точки зрѣнія, т. к. насколько выяснено изслѣдованіями филогеніи пшеницъ (см. гл. 5) эти виды составляютъ самостоятельную генетическую группу, обособленную отъ другихъ 4 видовъ: Tr. vulgare, T. compactum, T. Spelta и T. monococcum; между собой эти виды легко скрещиваются и даютъ вполнѣ плодовитое потомство.

Съ генетической стороны понятнымъ является и рѣзко выраженный иммунитетъ къ узко спеціализованнымъ паразитамъ однозерянокъ (T. monococcum), занимающихъ исключительное мѣсто среди куль-

---

[1]) Kirchner (92) считаетъ, повидимому, ошибочно нѣкоторыя англійскія пшеницы воспріимчивыми къ желтой ржавчинѣ, такъ къ Tr. turgidum имъ отнесена даже русская пшеница «Krasnaja ostistaja» № 282. Самый способъ опредѣленія воспріимчивости учетомъ только количества пустулъ на зараженныхъ растеніяхъ, безъ указанія качественной стороны пораженія, примѣняемый Кирхнеромъ, далеко не точенъ.

турныхъ пшеницъ, не скрещивающихся съ ними или дающихъ при скрещиваніи совершенно безплодныхъ гибридовъ. Всѣ изслѣдованныя разновидности однозернянокъ (8 озимыхъ и яровыхъ дикихъ и культурныхъ разновидностей) оказались совершенно иммунными къ бурой и желтой ржавчинѣ и мало поражаемыми линейной ржавчиной.

Среди сортовъ овса весьма устойчивыми оказываются также формы, генетически занимающіе особое мѣсто. Такъ, иммунными къ овсяной головнѣ, корончатой ржавчинѣ и мучнистой росѣ оказались формы Av. strigosa, A. brevis и африканскій видъ A. byzantina, изъ которыхъ первые два даже не скрещиваются съ обыкновеннымъ культурнымъ овсомъ. Одна роса, которую по морфологическимъ признакамъ приходится отнести къ виду A. strigosa, оказалась сильно воспріимчивой къ мучнистой росѣ и головнѣ; но, какъ показали опыты, эта раса скрещивается съ обыкновенными сортами культурнаго овса, т.-е. генетически близка къ обыкновенному овсу. Овсюги (Av. fatua, A. Ludoviciana), легко скрещивающіеся съ обыкновеннымъ овсомъ (A. sativa), какъ и большинство культурныхъ овсовъ, сильно поражаются всѣми овсяными паразитами. (см. таблицы).

Нѣсколько особое мѣсто среди культурныхъ ячменей занимаютъ голые шестирядные ячмени, объединяемые Р. Э. Регелемъ въ одну разновидность var. coeleste L. и представленные довольно значительнымъ числомъ расъ. Помимо голаго зерна эта разновидность выдѣляется среди другихъ расъ шестирядныхъ ячменей вегетативными признаками: широкой свѣтлой листвой и своеобразнымъ стеблемъ съ очень тонкими стѣнками. Вся эта группа сортовъ, какъ показываютъ таблицы, сравнительно мало поражается мучнистой росой (Erysiphe graminis forma hordei) и ячменной ржавчиной (Puccinia simplex), поражающими обыкновенные сорта ячменя.

Эммеры — Tr. dicoccum состоятъ изъ двухъ генетическихъ группъ, отличающихся морфологически и физіологически; къ одной изъ нихъ относятся русскіе эммеры, къ другой западно-европейскіе. Какъ видно изъ таблицъ, обѣ эти группы рѣзко отличаются и по иммунитету ко всѣмъ узко спеціализованнымъ паразитамъ.

Вообще для того, кто хорошо знакомъ съ сортами овса, ячменя и пшеницы, ясно, что какъ разъ сорта, рѣзко выдѣляющіеся своимъ иммунитетомъ, представляютъ изъ себя расы, морфологически и физіологически и, слѣдовательно, генетически отличные отъ обыкновенныхъ воспріимчивыхъ возделываемыхъ формъ. Такъ среди мягкихъ пшеницъ выдѣляется абсолютной устойчивостью къ мучнистой росѣ раса, принадлежащая къ разновидности Tr. vulgare var. fuliginosum Al., № 173, извѣстная подъ названіемъ «Персидской пшеницы». Эта раса морфологически и особенно физіологически стоитъ особнякомъ среди остальныхъ мягкихъ пшеницъ, почти не скрещиваясь съ ними (см. гл. 5.). Формы Avena sativa, наиболѣе устойчивые къ корончатой ржавчинѣ и мучнистой росѣ, въ большинствѣ случаевъ отличаются отъ обычныхъ воспріимчивыхъ формъ ря-

домъ морфологическихъ признаковъ въ строеніи вегетативныхъ органовъ и колосковъ. Точно также наиболѣе иммунными къ ячменной ржавчинѣ (P. simplex) являются расы, выдѣляющіяся по вегетативнымъ признакамъ (Hordeum distichum var. persicum f. erivanense, H. tetrastichum var. leiorrynchium Nekludovi).

Гораздо труднѣе обнаружить роль генетическихъ группировокъ въ распредѣленіи иммунитета среди сортовъ, генетически слабо дифференцированныхъ и свободно скрещивающихся между собой. Затрудненія эти обусловливаются тѣмъ, что обычныя различія разновидностей въ систематикѣ злаковъ: окраска колоса и зерна, опушенность чешуй, остистость и безостость, плотность колоса и т. п., безъ учета различія по вегетативнымъ признакамъ и при полномъ игнорированіи физіологическихъ особенностей сортовъ, — не достаточны для разбивки на генетическія подгруппы.

Примѣромъ такихъ генетически слабо дифференцированныхъ группъ являются у хлѣбныхъ злаковъ большинство сортовъ, объединяемыхъ видами Tr. vulgare, T. compactum у пшеницъ и видомъ Avena diffusa Ash. & Gr. у овсовъ. Особенно слабо выражена генетическая дифференціація у такихъ перекрестноопылителей, какъ рожь.

Въ такихъ группахъ со слабо выраженной генетической дифференціаціей и различія въ степени устойчивости проявляются обычно не рѣзко. Это ясно видно на сортахъ Tr. vulgare, T. compactum и Av. diffusa по отношенію къ бурой и корончатой ржавчинѣ и мучнистой росѣ и на сортахъ ячменя.

Культурные ячмени представляютъ въ цѣломъ генетически болѣе однородную группу, чѣмъ пшеницы и овсы; всѣ сорта, какъ двурядного, такъ и шестирядного ячменя, безъ исключенія, скрещиваются между собой и даютъ плодовитыхъ гибридовъ. Съ этимъ, повидимому, связано полное отсутствіе сортовъ, иммунныхъ къ спеціализованному виду головни — Ustilago hordei Jensen и сравнительно нерѣзкія различія въ степени иммунитета къ желтой и ячменной ржавчинѣ и мучнистой росѣ. Такихъ абсолютно иммунныхъ расъ по отношенію къ мучнистой росѣ и желтой ржавчинѣ, какія встрѣчаются среди генетически рѣзко дифференцированныхъ сортовъ пшеницы и овса, среди ячменей нѣтъ.[1]).

Нѣкоторое исключеніе изъ общаго правила какъ будто представляетъ отношеніе сортовъ мягкой и карликовой пшеницъ къ **желтой ржавчинѣ** — Puccinia glumarum forma tritici. Эти виды, въ общемъ воспріимчивые къ бурой ржавчинѣ и мучнистой росѣ, включаютъ тѣмъ не менѣе значительное число сортовъ весьма устойчивыхъ къ желтой ржавчинѣ. Число сортовъ пшеницы, иммунныхъ къ этому грибу, гораздо больше, чѣмъ по отношенію къ одинаково съ нимъ спеціализованному Erysiphe graminis и Puccinia triticina и иммунитетъ нѣкоторыхъ сортовъ.

---

[1]) Такой же генетической цѣльностью, повидимому, объясняется и отсутствіе различій по воспріимчивости къ головнѣ—Ustilago panici miliacei у сортовъ проса (см. гл. 1-ю).

несмотря на генетическую близость большинства ихъ и свободную ихъ гибридизацію съ воспріимчивыми сортами мягкой пшеницы, выраженъ очень рѣзко. Объясняется это во-первыхъ тѣмъ, что мягкія пшеницы (въ меньшей степени карликовыя) и морфологически и въ особенности физіологически представляютъ чрезвычайно полиморфный видъ, гораздо болѣе разнородный по своему составу, чѣмъ такіе виды пшеницъ, какъ T. durum, T. turgidum, T. monococcum и T. polonicum; во-вторыхъ, повидимому, особенностями самой желтой ржавчины: большей чувствительностью ея къ тѣмъ сортовымъ отличіямъ, на которыя не реагируютъ одинаково съ нею спеціализованныя по хозяевамъ бурая ржавчина и мучнистая роса. На это послѣднее обстоятельство, между прочимъ, указываетъ и тотъ фактъ, что генетически близко стоящій къ мягкой и карликовой пшеницѣ видъ T. Spelta, слабо отличающійся отъ этихъ видовъ своей поражаемостью бурой ржавчиной и мучнистой росой (см. таблицу), сравнительно устойчивъ къ желтой ржавчинѣ, болѣе чувствительной къ сортовымъ отличіямъ.

Вообще надо имѣть въ виду, что детальнаго генетическаго изслѣдованія группъ родственно близкихъ сортовъ не сдѣлано даже для хлѣбныхъ злаковъ; поэтому приходится быть весьма осторожнымъ съ аппеляціей къ «генетическимъ» подгруппамъ и группамъ, основаннымъ только на нѣсколькихъ бросающихся въ глаза морфологическихъ признакахъ.

Съ этой точки зрѣнія совершенно не убѣдителенъ въ общей формѣ выводъ, къ которому пришли Eriksson и Henning на основаніи изученія сортовъ мягкой пшеницы по отношенію къ желтой ржавчинѣ, именно, что «воспріимчивость къ ржавчинѣ не вполнѣ параллельна генетическому родству и что на основаніи систематическаго положенія сорта нельзя заключать о степени его устойчивости къ желтой ржавчинѣ» (42, стр. 340). Eriksson и Henning исходятъ изъ того факта, что различные сорта мягкой пшеницы типа square-head (квадратно-головыя) вели себя по разному по отношенію къ желтой ржавчинѣ, одни поражались, другіе были устойчивы, хотя по формѣ колоса они представляли одну и ту же «генетическую» группу. Однако утвержденіе, что всѣ square-head'ы составляютъ одну генетическую группу не убѣдительно, такъ какъ опредѣленно извѣстно, что въ образованіи ихъ принимали участіе морфологически и въ особенности физіологически разные сорта. Если бы шведскіе изслѣдователи изучили въ этомъ отношеніи сорта пшеницъ, принадлежащіе разнымъ видамъ, для которыхъ генетическія отношенія дѣйствительно въ значительной мѣрѣ выяснены, они вѣроятно пришли бы къ другому заключенію.

Такимъ образомъ, ознакомленіе съ распредѣленіемъ иммунитета среди сортовъ хлѣбныхъ злаковъ съ несомнѣнностью убѣждаетъ насъ, что распредѣленіе иммунитета къ узко спеціализованнымъ паразитамъ въ большой мѣрѣ свя-

зано съ генетической дифференціаціей сортовъ. Зная генетическое положеніе сорта среди другихъ, можно во многихъ случаяхъ предвидѣть его поведеніе въ отношеніи спеціализованныхъ паразитовъ, какъ въ этомъ многократно приходилось убѣждаться. Практически приходится все же считаться съ тѣмъ фактомъ, что малое знаніе филогеніи сортовъ оставляетъ еще просторъ для кажущейся случайности въ распредѣленіи иммунитета. Для насъ нѣтъ сомнѣній въ томъ, что съ углубленіемъ сортоизученія все меньше мѣста будетъ оставаться для произвольности въ распредѣленіи иммунитета у сортовъ хлѣбныхъ злаковъ.

Закономѣрности въ отношеніи одних и тѣхъ же сортовъ къ различнымъ паразитамъ.

Изъ предыдущаго естественно вытекаетъ какъ слѣдствіе связь между реакціями одного и того же сорта по отношенію къ разнымъ грибнымъ заболѣваніямъ. Вопреки распространенному мнѣнію, что сортъ устойчивый къ одному заболѣванію, какъ правило, поражается другими, скорѣе наблюдается обратное явленіе: сорта иммунные къ одному паразитическому грибу очень часто иммунны и къ другимъ узко спеціализованнымъ паразитамъ: распространенное же мнѣніе вѣрно только въ томъ случаѣ, если сравнивать отношеніе иммунныхъ сортовъ къ узко спеціализованнымъ паразитамъ съ ихъ отношеніемъ къ слабо спеціализованнымъ паразитическимъ грибамъ. Приведенныя таблицы въ очевидной формѣ обнаруживаютъ такого рода связность реакцій иммунитета. Въ самомъ дѣлѣ, твердыя пшеницы и однозернянки всѣ характеризуются одновременно иммунитетомъ къ бурой и желтой ржавчинѣ и мучнистой росѣ; англійскія и польскія пшеницы (T. turgidum и T. polonicum) одинаково иммунны и къ бурой и къ желтой ржавчинѣ и къ мучнистой росѣ. Эммеры (T. dicoccum) по отношенію къ бурой ржавчинѣ дѣлятся на двѣ группы: первую иммунную и вторую поражаемую; устойчивые къ бурой ржавчинѣ эммеры весьма устойчивы и къ мучнистой росѣ и къ желтой ржавчинѣ; наоборотъ поражаемые бурой ржавчиной сильно поражаются и желтой ржавчиной и менѣе устойчивы и къ мучнистой росѣ, чѣмъ первые. Мало того, если обратиться къ отношенію сортовъ пшеницы къ линейной ржавчинѣ (P. graminis), то немногіе сравнительно стойкіе къ этому виду ржавчины сорта выдѣляются иммунитетомъ и къ бурой и желтой ржавчинѣ и къ мучнистой росѣ.

Отношеніе сортовъ пшеницы къ линейной ржавчинѣ.

Изслѣдованія относительно устойчивости пшеницъ къ линейной ржавчинѣ были опубликованы американскими фитопатологами Carleton'омъ (28) и Stakman'омъ (176). Послѣдній устанавливалъ устойчивость сортовъ путемъ искусственнаго зараженія, Carleton велъ наблюденія надъ большимъ числомъ сортовъ въ годы эпидеміи линейной ржавчины. Устойчивыми къ P. graminis f. tritici Carleton и Stakman считаютъ слѣдующіе сорта:

Tr. monococcum L. (самая устойчивая изъ всѣхъ сортовъ пшеницы).
Tr. durum Desf.:
1) сортъ **Velvet Don,**
2) » **Arnautka,**
3) » **Gharnovka,**
4) » **Pererodka,**
5) » **Kubanka,**
6) » **Nicaragua,**
7) » **Jumillo.**

Tr. dicoccum Schr. нѣсколько сортовъ (безъ указанія названій): другіе сорта, относящіеся къ этому виду оказались воспріимчивыми.

Tr. vulgare Vill. только 2 сорта: Heine's Blue Stem [1]) и Rusting Fife: устойчивость этихъ сортовъ выражена слабѣе, чѣмъ у твердыхъ пшеницъ.

Очень большое число сортовъ мягкой пшеницы (включая сюда и Tr. compactum) равно какъ рядъ сортовъ, принадлежащихъ къ виду T. durum, оказались воспріимчивыми къ линейной ржавчинѣ. Къ сожалѣнію, авторы не указываютъ тѣхъ сортовъ пшеницы, которые оказались воспріимчивыми. Мы не знаемъ изслѣдованы ли ими разновидности, относящіяся къ видамъ T. polonicum. T. turgidum. T. Spelta. Поэтому мы не имѣемъ возможности полностью сравнить поведеніе этихъ видовъ по отношенію къ линейной ржавчинѣ съ ихъ отношеніемъ къ другимъ грибамъ. Но въ общемъ, какъ можно видѣть, всѣ иммунные сорта пшеницы относятся къ видамъ и сортамъ, устойчивымъ и къ бурой и желтой ржавчинѣ и мучнистой росѣ. Согласно этимъ американскимъ изслѣдованіямъ число сортовъ, устойчивыхъ къ линейной ржавчинѣ, гораздо меньше, чѣмъ по отношенію къ бурой ржавчинѣ, что весьма понятно въ виду менѣе рѣзко выраженной спеціализаціи пшеничной линейной ржавчины [2]).

Въ согласіи съ этими данными и въ нашихъ наблюденіяхъ (см. таблицу) наиболѣе устойчивыми къ линейной ржавчинѣ оказались различныя формы однозерянокъ (T. monococcum) и эммеровъ (T. dicoccum). Сильно поражаемыми оказались расы, воспріимчивыя къ желтой и бурой ржавчинѣ, а устойчивыми какъ разъ формы, иммунныя къ мучнистой росѣ и желтой и бурой ржавчинѣ. Изъ мягкихъ пшеницъ опредѣленно устойчивой къ линейной ржавчинѣ проявила себя только «Перендская пшеница» № 173 var. fulginosum, выдѣляющаяся, какъ мы видѣли выше, абсолютнымъ иммунитетомъ къ мучнистой росѣ, а также устойчивая **къ бурой и желтой ржавчинѣ.**

---

[1]) Также оказ[illegible] устойчивъ также и къ бурой ржавчинѣ см. Carleton, Cereal Rusts of United States. 1899, стр. 39).

[2]) W. Spencer[illegible] говоритъ: мы считали, по крайней мѣрѣ до 1898 года, [illegible] отличныхъ отъ бурой ржавчины, меньше, чѣмъ ихъ линейной ржавчинѣ, [illegible] тѣмъ что въ Австраліи мы не имѣли возможности наблюдать [illegible] грибы между тѣмъ какъ бурая ржавчина свободно развивается на [illegible] см. библіографію и статью по этому вопросу М. А. Сибирцева и Рогожина, [illegible] послѣднюю: [illegible] M. A. and [illegible] Wheat-Rusts in Australia. New South Wales Agric. Gazette, vol. [illegible]. 1898.

Вообще, какъ правило, устойчивыя къ линейной ржавчинѣ формы пшеницы иммунны и къ другимъ узко спеціализованнымъ паразитамъ и, слѣдовательно, между реакціей на линейную ржавчину и желтую ржавчину и мучнистую росу существуетъ очевидная связь. Отсюда практическій выводъ, что иммунныя къ линейной ржавчинѣ расы пшеницы селекціонеръ долженъ искать прежде всего среди видовъ и сортовъ, иммунныхъ къ бурой и желтой ржавчинѣ и къ мучнистой росѣ.

Теоретически такая связь реакцій понятна. Однимъ изъ опредѣляющихъ моментовъ въ распредѣленіи иммунитета является, какъ мы знаемъ, степень спеціализаціи паразита. Спеціализація по хозяевамъ желтой и бурой ржавчины и мучнистой росы пшеницы—одинакова и поэтому устойчивый къ одному изъ этихъ грибовъ сортъ естественно устойчивъ въ большей или меньшей степени и къ другимъ двумъ паразитамъ. По степени спеціализаціи линейная ржавчина (Puccinia graminis f. tritici) приближается къ тремъ предыдущимъ грибамъ, откуда и совпаденіе иммунитета къ ней съ иммунитетомъ къ этимъ грибамъ понятно.

Сложнѣе обстоитъ дѣло съ отношеніемъ мягкихъ и карликовыхъ пшеницъ и полбъ (Tr. Spelta) къ желтой ржавчинѣ. За немногими исключеніями иммунитетъ къ бурой ржавчинѣ и мучнистой росѣ связанъ съ иммунитетомъ къ желтой ржавчинѣ, но не наоборотъ. Многіе изъ сортовъ, относящихся къ этимъ видамъ, иммунны въ значительной степени къ желтой ржавчинѣ, но поражаются бурой ржавчиной и мучнистой росой, что объясняется большей специфичностью ея требованій къ субстрату.

У овсовъ связность иммунитета къ разнымъ узко спеціализованнымъ грибамъ наблюдается въ очень ясной формѣ; въ большинствѣ случаевъ сортъ, сильно устойчивый къ корончатой ржавчинѣ, устойчивъ и къ мучнистой росѣ. Какъ правило, устойчивые къ головнѣ сорта овса рѣзко выдѣляются по иммунитету къ мучнистой росѣ и корончатой ржавчинѣ, а воспріимчивые къ корончатой ржавчинѣ- какъ правило, воспріимчивы и къ мучнистой росѣ, къ головнѣ и къ слабо спеціализованной линейной ржавчинѣ—P. graminis f. avenae.

У ячменя устойчивость къ мучнистой росѣ часто связана съ устойчивостью къ желтой или ячменной ржавчинѣ. Въ большинствѣ случаевъ, если сортъ воспріимчивъ къ двумъ изъ этихъ узко спеціализованныхъ паразитовъ, онъ воспріимчивъ и къ третьему изъ нихъ.

Закономѣрности въ распредѣленіи иммунитета среди другихъ растеній.

Закономѣрности, установленные у хлѣбныхъ злаковъ, являются общими и для другихъ растеній, и можно было бы привести много при-

мѣровъ ихъ приложимости къ распредѣленію иммунитета у совершенно различныхъ группъ высшихъ растеній.

Такъ значеніе степени спеціализаціи паразита для опредѣленія возможности существованія иммунныхъ сортовъ—ясно видно, напр. на отношеніи многочисленныхъ сортовъ капусты къ килѣ—Plasmodiophora brassicae Woron. и сортовъ клевера къ клеверному раку, вызываемому грибомъ—Sclerotinia trifoliorum Eriks. По опытамъ Наумова, Cunningham'a (37) и Сахарова (136) Plasmodiophora brassicae сильно заражаетъ не только родъ Brassica, но и длинный рядъ родовъ семейства Cruciferae, напр. Arabis, Draba, Camelina, Lepidium и др. Отсюда естественно, что несмотря на многократные поиски иммунныхъ сортовъ капусты, такихъ не найдено и не будетъ найдено (см. гл. 1).

Клеверный ракъ—Sclerotinia trifoliorum переходитъ съ краснаго клевера на люцерну (Medicago), эспарцетъ (Onobrychis) и другіе роды бобовыхъ (5, 40, 43, 81); соотвѣтственно этому нѣтъ никакихъ достовѣрныхъ указаній на устойчивость сортовъ клевера къ этому заболѣванію. (См. гл. I).

Наоборотъ, многіе виды семействъ Perenosporaceae, Erysiphaceae, Uredinaceae и многіе Fungi imperfecti очень узко спеціализованы по хозяевамъ, соотвѣтственно чему и поражаемые ими роды и виды растеній-хозяевъ проявляютъ большія или меньшія видовыя и сортовыя различія по воспріимчивости къ заболѣванію ими.

Такъ паразитирующая на культурныхъ льнахъ Melampsora lini Tul. по изслѣдованіямъ Бухгейма, Palm'a и Körnicke (см. I гл.) весьма узко спеціализована и переходитъ съ Linum usitatissimum только на ближайшій къ нему видъ L. augustifolium. Соотвѣтственно существуютъ и расы культурнаго льна, стойкія къ ржавчинѣ. (См. гл. I).

Узко спеціализованы въ своемъ паразитизмѣ и грибы, паразитирующіе на виноградѣ (Plasmopara viticola Berlese, Uncinula necator и др.) и, какъ мы видѣли въ первой главѣ, многіе сорта и цѣлые виды винограда иммунны къ этимъ паразитамъ.

Также узко спеціализована и не переходитъ съ хмеля на другіе роды растеній Sphaerotheca humuli Burr.; въ согласіи съ этимъ найдены формы хмеля (Humulus lupulus), иммунныя къ этому паразиту (163).

Ржавчина Phragmidium subcorticium Wint., паразитируетъ только на видахъ розъ и, какъ показано въ первой главѣ, огромное число сортовъ и цѣлыхъ полиморфныхъ видовъ въ сильной степени иммунно къ этому грибу.

Существеннымъ обстоятельствомъ при выясненіи правильностей въ распредѣленіи иммунитета является фактъ различія спеціализаціи плеоморфныхъ грибовъ въ различныхъ стадіяхъ паразитизма, съ крайнимъ ея проявленіемъ—«разнохозяйственностью». Иногда различіе въ спеціализаціи одного и того же паразита въ разныхъ стадіяхъ проявляется и у однохозяйственныхъ паразитовъ. Такъ Norton (135) нашелъ, что виды

и сорта спаржи, одинаково воспріимчивые къ Puccinia asparagi DC. въ стадіи эцидіо, рѣзко отличаются по иммунитету къ той же ржавчинѣ въ стадіи урэдо.

Насколько велика связь между проявленіемъ сортового иммунитета и степенью спеціализаціи по родамъ и видамъ растеній, показываетъ возможность предугадыванія на основаніи наблюденій надъ устойчивостью сортовъ—біологіи самихъ паразитовъ.

Такъ по выясненіи рѣзкихъ различій между сортами розъ по отношенію къ мучнистой росѣ (Sphaerotheca pannosa Lev.), намъ представлялось совершенно невѣроятнымъ, чтобы тотъ же самый грибъ, который различаетъ сортовыя и видовыя различія у розъ, заражалъ бы персики, какъ это до того времени указывалось въ литературѣ на основаніи морфологическаго сходства мучнистой росы розъ съ мучнистой росой персика; и представлялось вѣроятнымъ существованіе двухъ самостоятельныхъ, если не морфологическихъ, то по крайней мѣрѣ біологическихъ видовъ Sphaerotheca pannosa, одного живущаго на розахъ, другого на видахъ персика. Вышедшая въ концѣ 1914 г. работа Н. Воронихина [1]) подтвердила существованіе двухъ біологическихъ самостоятельныхъ видовъ мучнистой росы; больше того, Воронихину удалось найти даже существенныя морфологическія различія между этими грибами, позволяющія разбить ихъ на два самостоятельныхъ ботаническихъ вида[2]).

Отступленія отъ этой закономѣрности, повидимому, очень рѣдки и требуютъ спеціальнаго изученія. Исключеніе представляетъ отношеніе растеній къ нѣкоторымъ грибамъ полифагамъ, напр., Cronartium asclepiadeum и Puccinia isiaceae, которые, не разбирая крупныхъ систематическихъ различій, тѣмъ не менѣе не заражаютъ нѣкоторыхъ отдѣльныхъ видовъ въ предѣлахъ родовъ и семействъ, заражаемыхъ ими. Такъ Klebahn нашелъ, что Cronartium asclepiadeum, заражающій въ стадіи уредо представителей семействъ Scrophulariaceae, Verbenaceae, Ranunculaceae (Fischer), Balsaminaceae, Loasaceae и заражающій между прочимъ Impatiens balsamina, Verbena teucrioides и V. erinoides не заражалъ виды Verbena officinalis, Impatiens parvifolia и другихъ видовъ этихъ родовъ (53, 98).

Такіе факты наблюдаются только у «разно-хозяйственныхъ» ржавчинъ, паразитизмъ которыхъ вообще весьма запутанъ. (См. гл. 5).

Въ литературѣ имѣются указанія о томъ, что Phythophtora infestans

---

[1]) Н. Воронихинъ. Нѣсколько словъ о мучнистой росѣ персиковъ—Sphaerotheca pannosa Lev. Труды Бюро по Прикладной Ботаникѣ, т. 7, 1914.

[2]) Съ этой точки зрѣнія представляется сомнительнымъ выдѣленіе Stakman'омъ и Piemeisel (178) біологической формы Puccinia graminis tritici compacti, пріуроченной, по мнѣнію этихъ авторовъ, къ Triticum compactum и отличной отъ P. graminis tritici, живущей на обыкновенной пшеницѣ—T. vulgare. Карликовыя пшеницы (T. compactum) составляютъ съ обыкновенной пшеницей одну генетическую и физіологическую группу и объединяются нѣкоторыми авторами въ одинъ ботаническій видъ и очень мало вѣроятно, чтобы на карликовыхъ пшеницахъ была своя самостоятельная раса P. graminis. Утвержденія Stakman'а и Piemeisel требуютъ провѣрки.

можетъ переходить иногда съ картофеля на нѣкоторые сорта томатовъ, несмотря на то, что этотъ грибъ различаетъ сортовыя отличія у картофеля; есть однако и противорѣчивыя данныя[1]) .Самый родъ Lycopersicum генетически сравнительно близокъ роду Solanum.

Одно нахожденіе на различныхъ родахъ и семействахъ одного и того же морфологическаго вида паразита не устраняетъ, конечно, возможности существованія самостоятельныхъ біологическихъ расъ гриба, какъ это было показано во многихъ случаяхъ. При выясненіи такого рода вопросовъ рѣшающее значеніе имѣютъ опыты зараженія чистыми культурами паразитовъ.

Значеніе генетической дифференціаціи въ распредѣленіи иммунитета среди сортовъ не всегда ясно, такъ какъ часто мы не знаемъ достаточно филогеніи сортовъ; внѣшніе же морфологическіе признаки, на которыхъ основаны классификаціи сортовъ, рѣдко достаточно глубоки и соотвѣтствуютъ филогенетическимъ группировкамъ. Сортоизученіе многихъ культурныхъ растеній, въ особенности съ генетической стороны, до сихъ поръ находится въ начальной стадіи изслѣдованія. Почти не изучены съ генетической стороны сорта картофеля, большинство бобовыхъ растеній. Но у отдѣльныхъ растеній, какъ и у злаковъ, роль генетическаго положенія сорта среди другихъ, какъ фактора, опредѣляющаго характеръ его реакціи на паразитовъ, совершенно очевидна.

Такъ у розъ распредѣленіе среди сортовъ иммунитета къ мучнистой росѣ—Sphaerotheca pannosa и къ ржавчинѣ—Phragmidium subcorticium соотвѣтствуетъ генетической группировкѣ ихъ по видамъ: иммунными являются всѣ сорта, относящіеся къ видамъ Rosa rugosa, R. polyantha, R. lutea. Ремонтантныя розы, какъ особая генетическая группа, наоборотъ, характеризуются воспріимчивостью къ тому и другому грибу. Чайныя розы—Rosa thea indica (негибридныя) устойчивы, какъ цѣлая генетическая группа сортовъ, къ ржавчинѣ. Чайные гибриды, происшедшіе отъ скрещиванія чайныхъ розъ съ ремонтантными, какъ и можно было ожидать на основаніи ихъ генезиса, представляютъ пеструю сортовую группу по отношенію къ заболѣванію мучнистой росой и ржавчиной.

Всматриваясь въ распредѣленіе иммунитета къ различнымъ паразитическимъ грибамъ среди многочисленныхъ сортовъ винограда, (см. гл. I), ясно, что генетическая дифференціація въ этой группѣ растеній является опредѣляющимъ моментомъ въ проявленіи иммунитета или воспріимчивости. Иммунными къ такимъ заболѣваніямъ, какъ Plasmopara viticola, Uncinula necator, Manginia ampelina Viala et Pac. являются виды и сорта, составляющіе само-

---

[1]) H. S. Reed. Does Phytophtora infestans cause tomato blight? Phytopathology, vol. II, № 6, 1912.

стоятельную генетическую и географическую группу американскихъ лозъ—Vitis riparia, V. rupestris, V. cordifolia, V. rotundifolia, V. cinerea и др.; воспріимчивыми европейско-азіатскіе сорта, объединяемые полиморфнымъ видомъ Vitis vinifera. Обѣ группы генетически настолько обособлены, что съ трудомъ скрещиваются между собой (см. Коржинскій. Ампелографія, Rasmuson, 146). Пятнистость, вызываемая грибомъ Septoria ampelina Berk. et Curt. наоборотъ поражаетъ преимущественно американскіе виды (51).

Изъ большого числа видовъ, составляющихъ родъ Linum, только видъ Linum angustifolium опредѣленно генетически связанъ съ расами культурнаго льна, объединяемыми видомъ Linum usitatissimum [1]). Только съ этимъ видомъ удается скрещиваніе культурныхъ льновъ; ни съ однимъ изъ другихъ дикихъ видовъ, несмотря на многочисленныя попытки въ Голландіи (Tine Tammes), въ Англіи (Eyre) и въ Россіи (Рудзинскій) получить гибридовъ съ L. perenne, L. austriacum, L. rubrum и другими видами до сихъ поръ никому не удалось. Въ полномъ соотвѣтствіи съ этимъ біологическая раса ржавчины—Melampsora lini, поражающая культурные льны, переходитъ только на Linum angustifolium; остальные виды совершенно иммунны къ этому грибу и даже больше того имѣютъ свои спеціализованныя расы ржавчины, которыя въ свою очередь не переходятъ на культурные льны.

Lakon'y удалось выяснить, что иммунными къ ржавчинѣ—Uromyces appendiculatus Lc. являются сорта бобовъ, генетически объединяемые видомъ Phaseolus multiflorus Willd., воспріимчивыми сорта, составляющіе другой генетическій видъ—Phaseolus vulgaris Halsted (109).

Какъ и у злаковъ, отношеніе однихъ и тѣхъ же сортовъ различныхъ растеній къ разнымъ паразитическимъ грибамъ подчиняется правильностямъ, опредѣляемымъ степенью спеціализаціи паразитовъ и генетическимъ положеніемъ сортовъ, т.-е. реакціи растеній на разныхъ паразитовъ связаны между собою опредѣленной зависимостью и отношеніе одного и того же сорта къ одинаково спеціализованнымъ паразитамъ можетъ быть совершенно одинаковымъ.

Такъ всѣ сорта Rosa rugosa, R. lutea, R. polyantha одинаково устойчивы и къ мучнистой росѣ—Sphaerotheca pannosa и къ Phragmidium subcorticium (въ стадіи уредо) въ связи съ одинаковой спеціализаціей обоихъ грибовъ по видамъ хозяевъ. Ремонтантныя розы, воспріимчивыя къ ржавчинѣ, въ большинствѣ случаевъ воспріимчивы и къ мучнистой росѣ. Американскіе виды и сорта виноградной лозы одинаково иммунны къ Plasmopara viticola, Uncinula necator и Manginia ampelina. Европей-

---

[1]) Tine Tammes. Die genotypische Zusammensetzung einiger Varietäten derselben Art und ihr genetischer Zusammenhang. Recueil des travaux botaniques neerlandais. 1915. Vol. 12.

скіе сорта въ общемъ одинаково воспріимчивы ко всѣмъ этимъ видамъ паразитовъ.

Въ дальнѣйшемъ съ изученіемъ біологіи паразитовъ и ихъ спеціализаціи по хозяевамъ, съ прогрессомъ генетическаго изученія самихъ сортовъ и установленіемъ классификацій сортовъ на филогенетической основѣ, примѣры приложимости такого рода закономѣрностей въ распредѣленіи иммунитета умножатся.

Существованіе такихъ закономѣрностей значительно облегчаетъ работу селекціонера по выведенію иммунныхъ сортовъ. Учитывая ихъ, селекціонеръ заранѣе можетъ предвидѣть, имѣетъ ли смыслъ селекція на иммунитетъ по отношенію къ тому или другому паразиту. Слабая спеціализація паразита и генетическая однородность исходнаго матеріала опредѣлятъ съ самаго начала безнадежность поисковъ иммуннаго растенія. Селекціи на иммунитетъ должно поэтому предшествовать изученіе спеціализаціи паразита. Знаніе генетической дифференціаціи сортовъ и степени спеціализаціи паразита заранѣе во многихъ случаяхъ укажетъ, среди какихъ сортовъ наиболѣе вѣроятно найти иммунитетъ.

ГЛАВА V.

Иммунитетъ къ паразитическимъ грибамъ, какъ физіологическій признакъ въ генетикѣ и систематикѣ.

Вопросы филогеніи растеній и опредѣленіе генетическаго положенія отдѣльныхъ группъ по отношенію къ другимъ—составляютъ труднѣйшую проблему, и генетическія экспериментальныя изслѣдованія послѣднихъ лѣтъ не только не упростили ее, но скорѣе выяснили еще большую сложность ея по сравненію съ тѣмъ, какъ ее представляли раньше. Lotsy, посвятившій такъ много труда изслѣдованію и въ особенности критической сводкѣ данныхъ по филогеніи растеній въ его извѣстныхъ «Vorträge über botanische Stammesgeschichte» (1907—1911) въ послѣдней своей книгѣ: «Evolution by means of hybridisation» (1916) отказывается отъ своихъ выводовъ, считая ихъ въ свѣтѣ новыхъ экспериментальныхъ генетическихъ изслѣдованій результатомъ спекулятивной фантазіи. «Phylogeny—пишетъ онъ—e. g. reconstruction of what has happened in past, is no science but a product of phantastic speculations which can be held but little in check by the geological record, on account of the incompleteness of the latter. Those, who know that I have spent a considerable part of my life in efforts to trace the phylogeny of the vegetable kingdom, will know, that this is not written down lightly; nobody cares to destroy his own efforts» (стр. 140). Скептицизмомъ проникнута по отношенію къ существующимъ филогенетическимъ построеніямъ въ наукѣ и замѣчательная книга одного изъ крупнѣйшихъ современныхъ изслѣдователей въ области генетики—W. Bateson'a «Problems of Genetics». «It is easy to immagine how Man was evolved from an Amoeba,—иронизируетъ Bateson въ 5-й главѣ по адресу геккелевскихъ представленій о филогеніи,—but we cannot form a plausible guess as to how Veronica agrestis and Veronica polita were evolved, either one from the other, or both from a common form. We have not even an inkling of the steps by which a Silver Wyandotte fowl descended from Gallus Bankiva, and we can scarcely even believe that it did» (стр. 97).

Между тѣмъ рѣшеніе филогенетическихъ проблемъ составляетъ не только отвлеченную задачу, но необходимо для экспериментальнаго овладѣнія синтезомъ органическихъ формъ, конечной цѣли селекціонера

и біолога. Помимо чисто теоретическаго интереса вопросовъ происхожденія, выясненіе филогеніи близкихъ родовъ, видовъ и разновидностей необходимо хотя бы напр. для планомѣрнаго использованія метода скрещиванія въ цѣляхъ созданія новыхъ формъ, примѣры чему будутъ приведены ниже.

До послѣдняго времени вопросы филогеніи рѣшались преимущественно методомъ сравнительно-морфологическаго изслѣдованія органовъ растенія, изученіемъ исторіи развитія и цитологическими изслѣдованіями. И вѣроятно, еще долгое время сравнительно морфологическое изслѣдованіе взрослыхъ растеній и исторіи развитія останется основой при рѣшеніи вопросовъ филогеніи въ особенности такихъ крупныхъ группъ, какъ классовъ, семействъ и родовъ растеній.

Но одного морфолого-анатомическаго изученія недостаточно для рѣшенія вопросовъ филогенеза организмовъ. Морфологическіе комплексы признаковъ не всегда идутъ параллельно физіологическому комплексу. Одни и тѣ же морфологическіе признаки могутъ встрѣчаться у генетически отдаленныхъ видовъ и родовъ. Намъ извѣстны случаи, когда морфологически весьма сходныя расы могутъ рѣзко различаться физіологически, а слѣдовательно и генетически. Такъ напр., расы овса, относимыя систематиками къ видамъ Avena strigosa Schreb. и A. barbata Pott., мало различимыя по внѣшнему виду, рѣзко различаются по реакціямъ къ паразитическимъ грибамъ: одна раса A. strigosa, извѣстная въ ботаническихъ садахъ Англіи, сильно воспріимчива къ головнѣ и мучнистой росѣ, другія расы того же вида, возделываемыя въ Германіи, Франціи и Россіи, наоборотъ, совершенно иммунны къ головнѣ и въ значительной мѣрѣ къ мучнистой росѣ. Гибридологически эти расы также совершенно различны. Расы пшеницы, относимыя систематиками къ разновидности Triticum vulgare var. fuligin-sum Al., сходныя между собою по строенію колоса и другимъ морфологическимъ признакамъ, ведутъ себя совершенно различно въ отношеніи къ мучнистой росѣ и видамъ ржавчины; физіологически онѣ настолько имѣютъ мало общаго между собой, что нѣкоторыя изъ нихъ не скрещиваются другъ съ другомъ или даютъ безплодныхъ гибридовъ.

На очереди—дополненіе сравнительно-морфологическихъ изслѣдованій сравнительно-физіологическимъ ихъ изученіемъ; только такимъ путемъ можно преодолѣть затрудненія и ошибки сравнительно-морфологическаго выясненія вопросовъ филогенеза.

Наиболѣе надежнымъ физіологическимъ методомъ для опредѣленія родства сравнительно близкихъ группъ расъ, видовъ и разновидностей и даже въ нѣкоторыхъ случаяхъ родовъ является методъ скрещиванія, обнаруживающій возможность или невозможность полученія плодовитыхъ гибридовъ. Невозможность полученія плодовитыхъ гибридовъ или ясно выраженное частичное безплодіе поколѣній гибридовъ свидѣтельствуютъ о дисгармоніи въ развитіи гибридовъ отъ скрещиванія генетически отдаленныхъ формъ и во многихъ случаяхъ опредѣленно

говорятъ о генетической обособленности исходныхъ растеній. Методъ этотъ весьма цѣненъ, и наиболѣе опредѣленныя положенія о филогенетическихъ группировкахъ многихъ культурныхъ растеній, какъ пшеницъ, овсовъ, ячменя, ржи, кукурузы, льна и др. базируются на данныхъ, полученныхъ примѣненіемъ этого метода. Но хотя большее или меньшее безплодіе при отдаленномъ скрещиваніи и невозможность полученія гибридовъ является чрезвычайно общимъ показателемъ генетической обособленности, тѣмъ не менѣе и оно не является универсальнымъ и извѣстно не мало исключеній, къ числу которыхъ относятся подробно изслѣдованные Дарвиномъ случаи диморфныхъ и триморфныхъ растеній, а также явленія самостерильности растеній при самоопыленіи.

Углубленіе въ изученіе химіи растеній обнаруживаетъ нерѣдко, что химическій составъ отдѣльныхъ органовъ и химизмъ метаболизма сходенъ у генетически близкихъ видовъ и ясно различается у генетически отдаленныхъ растеній. Наряду съ морфологической специфичностью видовъ, біохимія устанавливаетъ химическую специфичность видовъ [1]). И есть основанія предполагать, что морфологическая филогенія есть результатъ филогеніи химической. Изслѣдованія Wiesner'a, Tine Tammes, Н. А. Монтеверде, С. Л. Иванова и др. [2]), показали, что близкіе генетическіе виды и роды характеризуются выработкой въ органахъ химически близкихъ веществъ. Наоборотъ, обособленные роды и виды вырабатываютъ свои специфическія вещества (Dipsacus—дипсаконъ, Euphorbia—эфорбонъ и т. д.) или рѣзко отличаются по количеству вырабатываемаго вещества. Въ особенности характернымъ физіологическимъ признакомъ при выясненіи филогенетическихъ вопросовъ является выработка близкими видами специфическихъ органическихъ веществъ, какъ алкалоидовъ и глюкозидовъ. И несомнѣнно, съ углубленіемъ химическаго изслѣдованія видовъ и родовъ удастся обнаружить интересныя зависимости въ цѣляхъ освѣщенія филогенеза растеній.

Разработанный въ послѣднее время серологическій методъ изслѣдованія растеній при помощи преципитиновыхъ реакцій нерѣдко позволяетъ опредѣлять генетическую близость или отдаленность формъ. Но химическая природа специфическихъ бѣлковыхъ и другихъ органическихъ соединеній, вырабатываемыхъ растеніями, и тѣмъ болѣе реакцій ихъ съ сывороткой крови иммунизированныхъ животныхъ изучена еще слишкомъ мало, чтобы съ увѣренностью дѣлать широкія обобщенія отдѣльныхъ фактовъ параллелизма реакцій осажденія и генетическихъ группировокъ растеній. Природа преципитиновыхъ реакцій и химизмъ иммунизированной сыворотки крови кролика представляетъ слишкомъ запутанную загадку, которую необходимо выяснить, прежде чѣмъ обобщать примѣнимость этихъ реакцій для рѣшенія филогенетическихъ

---

[1]) А. С. Щепотьевъ. Біохимическія основы эволюціи. Сборникъ «Новыя идеи въ біологіи». № 5, 1914.

[2]) S. Ivanow. Physiologische Merkmale der Pflanzen, ihre Variabilität und ihre Beziehung zur Evolutionstheorie. Beihefte zum Botanischen Centralblatt, 1. Abt Bd. 32. Heft 1.

проблемъ, хотя несомнѣнно, въ нѣкоторыхъ случаяхъ данныя серологическаго метода подтверждаются и другими методами опредѣленія родства организмовъ.

Въ предыдущей главѣ мы видѣли, что распредѣленіе иммунитета къ узко спеціализованнымъ паразитическимъ грибамъ среди растеній въ огромномъ большинствѣ случаевъ связано съ генетической дифференціаціей, т.-е. характеръ реакціи растенія въ отношеніи паразитовъ опредѣляется генетическимъ положеніемъ хозяина среди другихъ близкихъ къ нему растеній. Естественнымъ выводомъ изъ этой закономѣрности въ распредѣленіи иммунитета является обратная возможность по характеру реакціи растенія въ отношеніи узко спеціализованныхъ паразитовъ судить о генетическомъ мѣстѣ растенія-хозяина среди другихъ растеній. Другими словами, воспріимчивость или иммунитетъ къ узко спеціализованнымъ паразитамъ можетъ служить, какъ физіологическій признакъ для выясненія филогенетическихъ и систематическихъ проблемъ, сами же узко спеціализованные паразиты могутъ быть использованы какъ реактивы въ генетикѣ и систематикѣ.

Мысль о возможности по реакціи на паразитовъ судить о генетическомъ положеніи хозяевъ среди родственныхъ имъ видовъ и родовъ сама собою напрашивается при ближайшемъ изученіи распредѣленія паразитовъ по хозяевамъ и къ ней независимо приходятъ и зоологи, и ботаники. Въ зоологіи эта мысль является логическимъ выводомъ изъ общихъ представленій о параллелизмѣ эволюціи паразитовъ и ихъ хозяевъ. Еще у Дарвина въ его «Variation of animals and plants under domestication» въ главѣ 18-й мы находимъ слѣдующее замѣчаніе относительно происхожденія морской свинки: «Я послалъ м-ру Деппу изъ Лидса вшей, которыхъ я собралъ съ дикихъ Агегеа въ Лаплатѣ и онъ сообщаетъ мнѣ, что эти вши принадлежатъ къ другому роду, чѣмъ находимыя на морскихъ свинкахъ. Это служитъ важнымъ указаніемъ на отсутствіе родства между Агегеа и морской свинкой; объ этомъ слѣдуетъ упомянуть, такъ какъ нѣкоторые авторы ошибочно полагаютъ, что морская свинка сдѣлалась безплодною при скрещиваніи съ Агегеа, послѣ того какъ подверглась одомашненію». (стр. 413 русск. изд. Лепковскаго).

Въ зоологической литературѣ, въ особенности въ работахъ надъ эктопаразитами имѣется довольно много указаній на возможность рѣшенія вопросовъ филогеніи хозяевъ-животныхъ путемъ изученія ихъ паразитовъ. Такъ Kellog, спеціально изучившій группу пухоѣдовъ—Mallophaga, паразитирующую на птицахъ, нашелъ, что отдѣльные виды пухоѣдовъ паразитируютъ всегда на близкихъ родственныхъ видахъ птицъ-хозяевъ, чаще всего одинъ и тотъ же видъ паразита свойственъ двумъ или нѣсколькимъ родственнымъ видамъ хозяевъ [1].

---

[1]) V. L. Kellog. Distribution and Species-forming of Ecto-parasites. American Naturalist. Vol. 47, 1913, стр. 129—158.

L. Harrison въ работѣ, озаглавленной: «The Relation of the Phylogeny of the Parasite to that of the Host» [1]) развиваетъ факты приводимые Kellog'омъ въ смыслѣ установленія связи распредѣленія экто-паразитовъ по хозяевамъ съ филогеніей хозяевъ. Онъ указываетъ, напр., что пухоѣдъ Philopterus lari паразитируетъ только на чайкахъ; Lipeurus anatis на всѣхъ уткахъ; L. columbae на всѣхъ видахъ голубей; отдѣльные виды Tetrophtalmus только на пеликанахъ и т. д. Родъ вшей, Pediculus паразитируетъ на человѣкѣ, на видахъ сем. Simidae и только на одномъ родѣ сем. Cebidae, на Ateles; тогда какъ другой родъ вшей близкій къ Pediculus, Pedicinus паразитируетъ на низшихъ Quadrumana. Harrison приводитъ случаи, когда, на основаніи паразитизма тѣхъ или другихъ видовъ экто-паразитовъ, ему удавалось выяснить филогенетическое положеніе нѣкоторыхъ родовъ и видовъ птицъ, филогенія которыхъ очень запутана.

N. Fahrenholz въ статьѣ, озаглавленной «Ectoparasiten und Abstammungslehre» [2]) указываетъ, что на основаніи паразитизма различныхъ видовъ вшей, антропоморфныя обезьяны (включая Ateles), стоятъ генетически ближе къ человѣку, чѣмъ другія обезьяны, что согласуется и съ результатами изслѣдованія крови у разныхъ видовъ обезьянъ, при чемъ параллелизмъ филогеніи хозяевъ и паразитовъ наблюдается только въ отношеніи настоящихъ паразитовъ, постоянно паразитирующихъ на опредѣленныхъ видахъ и родахъ,—факультативные паразиты не обнаруживаютъ полнаго параллелизма филогеніи съ хозяевами.

Д. Ф. Синицинъ указываетъ на то, что каждому виду моллюсковъ соотвѣтствуютъ свои виды червей трематодъ [3]). У насѣкомыхъ, образующихъ галлы на растеніяхъ, въ подавляющемъ большинствѣ случаевъ, по словамъ Küster'a [4]), проявляется рѣзкая спеціализація въ паразитизмѣ: каждый видъ насѣкомыхъ образуетъ галлы только на одномъ родѣ или даже на одномъ видѣ растеній. Это наблюдается въ паразитизмѣ Hemiptera, Diptera, Hymenoptera, Coleoptera и Lepidoptera. Спеціализація по хозяевамъ проявляется и у растительныхъ клещей. Только галлообразующія нематоды въ значительной мѣрѣ всеядны. Какъ правило (Küster), различные виды одного рода насѣкомыхъ, образующихъ галлы, паразитируютъ или на различныхъ видахъ одного и того же рода растеній или на близкихъ родахъ одного и того же семейства. Въ особенности ясно это выражено у Hymenoptera, у которыхъ нерѣдко даже роды, богатые видами, пріурочены къ одному роду растеній. Среди насѣкомыхъ констатировано и существованіе «біологическихъ» видовъ, различимыхъ только по видамъ хозяевъ-растеній (Macrolebis corrugans).

---

[1]) Report of the British Association for the Advancement of Science. 1915, стр. 476.

[2]) Zoologischer Anzeiger, 1913, Bd. 41, стр. 371—374.

[3]) Д. Ф. Синицынъ. Партеногенетическое поколѣніе трематодъ и его потомство въ черноморскихъ моллюскахъ. Записки И. Академіи Наукъ. Serie 8. T. 30. № 5, 1911, стр. 92—93.

[4]) E. H. Rübsaamen. Die Zoococidien, durch Tiere erzeugte Pflanzengallen Deutschlands und ihre Bewohner. См. статью Küster'a: Allgemeiner Teil. I Lieferung. 1911. Stuttgart. Стр. 119—127.

Е. М. Васильевъ въ интересныхъ замѣткахъ въ «Южно-Русской Сельск.-Хоз. Газетѣ» (1911, №. 8 и 1913) пытается связать число видовъ вредныхъ насѣкомыхъ, живущихъ на кукурузѣ, съ происхожденіемъ этого растенія.

Параллелизмъ филогенетическаго обособленія хозяевъ-животныхъ и систематическаго обособленія видовъ настоящихъ паразитовъ проявляется настолько широко въ животномъ мірѣ, что одинъ изъ наиболѣе простыхъ способовъ опредѣленія паразитовъ является опредѣленіе ихъ по хозяевамъ. Такъ опредѣляются паразитическіе черви, жуки-коровѣды, галло-образующія насѣкомыя [1]).

Въ микологической литературѣ, имѣющей дѣло съ еще болѣе рѣзкой спеціализаціей паразитовъ, чѣмъ у животныхъ паразитовъ, встрѣчаются отдѣльныя указанія на возможность примѣненія въ нѣкоторыхъ случаяхъ реакціи растеній на спеціализованныя формы паразитическихъ грибовъ для установленія филогенетическихъ отношеній хозяевъ-растеній (Salmon, 162, Ward, 101), но примѣровъ дѣйствительнаго использованія паразитовъ въ качествѣ физіологическихъ реактивовъ очень мало, что объясняется, повидимому, обычнымъ раздѣленіемъ работы миколога и фитопатолога, съ одной стороны, и систематика и изслѣдователя въ области генетики съ другой. Усложняющимъ обстоятельствомъ по сравненію съ паразитизмомъ у животныхъ является и тотъ фактъ, что многіе виды грибныхъ паразитовъ представлены рядомъ самостоятельныхъ «біологическихъ» видовъ, морфологически почти не различимыхъ и во многихъ случаяхъ еще не достаточно изученныхъ и не установленныхъ.

Одну изъ немногихъ попытокъ примѣненія грибныхъ паразитовъ въ качествѣ физіологическаго реактива представляетъ небольшая замѣтка Эриксона въ 1895 г., озаглавленная: «Ein parasitischer Pilz als Index der inneren Natur eines Pflanzenbastardes» (46), въ которой онъ показалъ, что гибридъ ржи съ пшеницей, полученный Римпау, устойчивъ къ бурой ржавчинѣ ржи (P. dispersa) и воспріимчивъ къ пшеничной бурой ржавчинѣ (P. triticina), что, по мнѣнію Эриксона, доказываетъ большую физіологическую близость этого гибрида къ пшеницѣ, чѣмъ ко ржи. Klebahn въ монографіи о ржавчинѣ приводитъ случай, когда съ помощью узко спеціализованной ржавчины—Melampsora ribesii purpureae, ему удалось выяснить ошибку въ опредѣленіи ивы. (99, стр. 140—141).

Работая надъ иммунитетомъ, систематикой и генетикой культурныхъ растеній, намъ часто приходилось отмѣчать несомнѣнную связь генетическаго положенія сорта съ характеромъ его реакціи по отношенію къ паразитамъ. Далѣе мы приводимъ сводку нашихъ данныхъ по примѣненію метода паразитическихъ реакцій въ качествѣ физіологическаго индикатора въ генетикѣ и систематикѣ культурныхъ растеній. Эти данныя

---

[1]) См. Houard. Les Zoocecidies des Plantes 2 vol., Опредѣлитель Linstow и друг.

относятся главнымъ образомъ къ злакамъ, но они служатъ иллюстраціей примѣненія этого метода вообще къ растеніямъ. Наблюденія и опыты по гибридизаціи привели насъ къ заключенію, что свойство иммунитета, помимо практическаго интереса для селекціи, является хорошимъ физіологическимъ признакомъ, съ помощью котораго можно рѣшать вопросы филогеніи сортовъ.

Филогенія видовъ пшеницы и отношеніе ихъ къ паразитическимъ грибамъ.

Одинъ изъ нагляднѣйшихъ примѣровъ тѣсной связи характера реакцій растеній по отношенію къ спеціализованнымъ паразитамъ съ филогенезомъ даетъ группа пшеницъ. Филогенезъ пшеницъ, какъ группы ботанически сравнительно узкой, но представленной огромнымъ числомъ расъ и разновидностей, далеко не выясненъ во всѣхъ деталяхъ, несмотря на то что врядъ ли какому другому растенію удѣлялось такъ много вниманія въ систематикѣ и генетикѣ, и всякій новый критерій для пониманія этой проблемы цѣненъ.

Всѣ существующія формы пшеницы, за исключеніемъ ближайшихъ къ ней дикихъ формъ, несмотря на большое разнообразіе, довольно хорошо укладываются въ восемь ботаническихъ видовъ: Triticum vulgare, T. compactum, T. Spelta, T. durum, T. polonicum, T. turgidum, T. dicoccum и T. monococcum, каждый изъ которыхъ представленъ значительнымъ числомъ разновидностей и расъ.

Однозернянки — Triticum monococcum L. Изъ филогенетическихъ отношеній въ этой группѣ можно считать совершенно выясненнымъ генетическую обособленность T. monococcum—однозернянокъ. Этотъ видъ обособленъ морфологически по строенію колоса и вегетативныхъ органовъ, а также физіологически, не скрещиваясь съ остальными семью видами или давая безплодное первое поколѣніе гибридовъ. Опыты скрещиванія разныхъ однозернянокъ, какъ культурныхъ, такъ и дикихъ, съ другими видами пшеницъ повторялись многократно въ разныхъ странахъ и съ одинаковымъ результатомъ. Въ крайне рѣдкихъ случаяхъ E. Tschermak'у (189) и Blaringhem'у [1]) удалось наблюдать образованіе нѣсколькихъ зеренъ у гибридовъ перваго поколѣнія, въ тѣхъ случаяхъ, когда скрещиваніе производилось съ видами: T. durum и T. polonicum.

Генетическая и физіологическая обособленность однозернянокъ ясно обнаруживается и реакціями на спеціализованные паразитическіе грибы. Изъ всѣхъ восьми видовъ пшеницы T. monococcum, какъ цѣлый видъ, включая всѣ озимыя и яровыя, дикія и культурныя расы, выдѣляется почти абсолютной устойчивостью къ бурой и желтой ржавчинѣ (Puccinia triticina и P. glumarum); изъ всѣхъ видовъ это наиболѣе устой-

[1]) Comptes rendues de l'Academie des sciences, 1914, T. 158, № 5.

чивый даже къ сравнительно мало спеціализованной линейной ржавчинѣ—P. graminis f. tritici; сравнительно иммуненъ онъ и къ мучнистой росѣ—Erysiphe graminis. И, если бы мы не знали филогенетическаго положенія однозернянокъ по опытамъ скрещиванія, этотъ видъ пришлось бы выдѣлить въ особую физіологическую группу по исключительному иммунитету къ паразитическимъ грибамъ.

Triticum durum Desf., T. polonicum L. и T. turgidum L., какъ виды, выдѣляются сравнительно большой устойчивостью къ бурой и желтой ржавчинѣ, уступая въ этомъ отношеніи только однозернянкамъ. Въ значительной мѣрѣ они устойчивы также къ мучнистой росѣ, особенно въ обычныхъ полевыхъ условіяхъ, и всѣ три вида, несмотря на большое число расъ и разновидностей, чрезвычайно однородны по иммунитету къ узко спеціализованнымъ грибамъ и составляютъ одну физіологическую группу. Физіологическое сходство и родство этихъ видовъ подтверждается и тѣмъ, что эти виды, будучи ясно отграничены отъ мягкихъ пшеницъ трудностью скрещиванія и рѣзко выраженнымъ частичнымъ безплодіемъ гибридовъ перваго и послѣдующихъ поколѣній, сами между собой легко скрещиваются и даютъ совершенно плодовитыхъ гибридовъ, какъ показываютъ опыты Чермака, Биффена, Московской Селекціонной станціи и др.

Генетическое единство этой группы подтверждается и морфологически, хотя въ этомъ вопросѣ есть и разногласіе. Всѣ три вида составляютъ группу пшеницъ съ болѣе или менѣе выполненной соломой и большинство авторовъ (Кернике, Шульцъ, Бейеринкъ, Чермакъ, Флаксбергеръ и др.) разсматриваютъ T. turgidum и T. polonicum, какъ виды, родственные твердымъ пшеницамъ—T. durum. Нѣкоторыя расы пшеницъ съ одинаковымъ правомъ по строенію колоса и зерна можно относить и къ T. durum и къ T. turgidum [1]). Среди твердыхъ пшеницъ имѣются расы, распространенныя въ Туркестанѣ и въ Персіи, относящіяся къ разновидностямъ var. Valenciae Kcke и var. melanopus Al., которыя и по формѣ и по стекловидности зерна напоминаютъ польскую пшеницу—на что указывалъ еще Кернике (194, стр. 397). Туркестанская пшеница, извѣстная подъ названіемъ «тюя-тши», представленная вышеупомянутыми разновидностями твердой пшеницы, по строенію колоса и формѣ зерна не безъ основанія можетъ разсматриваться какъ естественный гибридъ между польской и твердой пшеницей.

Triticum vulgare Vill. и T. compactum Host. Обыкновенная или мягкая пшеница включаетъ огромное число разновидностей и расъ и является видомъ, наиболѣе распространеннымъ въ культурѣ. Этотъ видъ представляетъ морфологически и физіологически наиболѣе пеструю группу, еще подлежащую детальной систематической обработкѣ. Въ цѣломъ этотъ видъ характеризуется сильной воспріимчивостью къ паразитическимъ грибамъ: линейной, бурой и желтой ржав-

[1]) A. Schulz. Abstammung und Heimat des Weizens. Jahresbericht d. Westfälischen Provinzial—Vereins, 1911, стр. 147—152.

чинѣ (къ послѣдней значительное число сортовъ проявляетъ въ большей или меньшей степени иммунитетъ), а также сильно поражается и мучнистой росой и въ отношеніи грибныхъ паразитовъ въ общемъ ведетъ себя совершенно такъ же, какъ другой сборный видъ—T. compactum Host—карликовыя пшеницы. Физіологическое сходство этихъ видовъ, а слѣдовательно и филогенетическая близость, подтверждается и тѣмъ, что мягкія пшеницы свободно скрещиваются съ карликовыми пшеницами и даютъ совершенно плодовитыхъ гибридовъ; большое число сортовъ пшеницы, введенное въ послѣднее время въ культуру подъ названіемъ квадратныхъ пшеницъ—square-head, представляетъ какъ разъ гибридовъ этихъ двухъ видовъ. Нѣкоторые систематики не безъ основанія считаютъ возможнымъ объединить мягкія и карликовыя пшеницы въ одинъ ботаническій видъ, разсматривая T. compactum, какъ подвидъ T. vulgare, такъ какъ въ сущности различія между ними сводятся къ различіямъ въ строеніи колоса и короткой толстой соломѣ, свойственной карликовымъ пшеницамъ, притомъ оба вида связаны морфологически большимъ числомъ промежуточныхъ формъ.

Абиссинскія карликовыя пшеницы. Абиссинскія карликовыя пшеницы до настоящаго времени очень мало изученныя, отличающіяся сжатымъ колосомъ, выдѣлены Кернике въ отдѣльныя разновидности вида T. compactum Host. Ларіоновъ и Флаксбергеръ [1]) на основаніи сходства абиссинскихъ карликовыхъ пшеницъ съ твердыми пшеницами въ строеніи колоса и выполненности соломы считаютъ цѣлесообразнымъ выдѣленіе ихъ изъ вида T. compactum и отнесеніе къ T. durum. Нѣсколько расъ абиссинскихъ карликовыхъ пшеницъ, которыя намъ пришлось наблюдать въ Англіи въ Рединѣ въ коллекціи проф. Percival'я, проявили себя иммунными и къ желтой и бурой ржавчинѣ, т.-е.—физіологически, дѣйствительно, ближе стоятъ къ твердымъ пшеницамъ, чѣмъ къ T. compactum, и поэтому намъ представляются правильными взгляды Ларіонова и Флаксбергера на филогенію этой группы пшеницъ. Вѣроятно, и методъ скрещиванія въ будущемъ подтвердитъ физіологическую, а слѣдовательно и генетическую близость абиссинскихъ карликовыхъ пшеницъ къ твердымъ пшеницамъ.

Triticum Spelta L. Филогенетическое положеніе настоящихъ полбъ—T. Spelta—вида почти исчезнувшаго изъ культуры и сохранившагося главнымъ образомъ въ коллекціяхъ ботаническихъ садовъ, не вполнѣ опредѣленно, и въ литературѣ встрѣчаются противорѣчивыя мнѣнія относительно генетическаго мѣста этого вида среди другихъ пшеницъ. Одни авторы готовы выдѣлить полбы въ самостоятельную генетическую группу и предполагаютъ существованіе дикихъ полбъ, давшихъ начало нынѣ существующимъ культурнымъ полбамъ (A. Schulz, Ларіоновъ,

---

[1]) Д. Ларіоновъ. Нѣсколько замѣчаній по вопросу о генетической связи между отдѣльными представителями рода Triticum. Труды Бюро по Прикладной Ботаникѣ. Т. 7, 1914, стр. 363—379.
К. Флаксбергеръ. Опредѣлитель пшеницъ. 1915.

Фляксбергеръ), другіе авторы на основаніи опытовъ скрещиванія полагаютъ, что полбы могли возникнуть путемъ естественной гибридизаціи между собою другихъ видовъ пшеницы (Kajanus, Tschermak, 189, стр. 298), нѣкоторые авторы-систематики (Фляксбергеръ, Ларіоновъ, Schulz) разсматриваютъ полбы, какъ исходныя формы для T. vulgare Vill. и т. д.

По грибнымъ реакціямъ расы T. Spelta (видъ этотъ представленъ нѣсколькими десятками озимыхъ и яровыхъ расъ, преимущественно воздѣлываемыхъ въ Германіи) характеризуются средней воспріимчивостью къ бурой и желтой ржавчинѣ и мучнистой росѣ, занимая въ этомъ отношеніи промежуточное мѣсто между сильно воспріимчивыми мягкими пшеницами и такими видами, какъ T. durum, T. turgidum и иммунные эммера—T. dicoccum, и скорѣе даже приближаясь въ этомъ отношеніи къ мягкимъ пшеницамъ.

Морфологически по многимъ признакамъ полбы напоминаютъ мягкія пшеницы (полая солома, форма колосковыхъ чешуй, наличность остистыхъ и безостыхъ формъ, характеръ листвы, форма и строеніе зерна). Съ мягкими пшеницами, какъ показываютъ опыты Tschermak'a, Малиновскаго, Московск. Селекціонной станціи и др. полбы легко скрещиваются и даютъ вполнѣ плодовитыхъ гибридовъ. Съ иммунными расами эммеровъ и съ твердыми пшеницами онѣ скрещиваются, но не такъ легко и даютъ значительный % безплодныхъ колосковъ въ первомъ и во второмъ поколѣніяхъ.

Очень любопытное подтвержденіе промежуточнаго генетическаго положенія полбъ между воспріимчивымъ видомъ T. vulgare и иммунными видами: T. dicoccum, T. turgidum и T. durum заключается въ фактахъ, сообщаемыхъ вкратцѣ Tschermak'омъ въ статьѣ «Die Verwertung der Bastardierung für phyllogenetische Fragen in der Getreidegruppe» [1]): при скрещиваніи этихъ иммунныхъ видовъ съ мягкими пшеницами Tschermak наблюдалъ появленіе во второмъ поколѣніи совершенно плодовитыхъ растеній, по внѣшнему виду не отличавшихся отъ настоящихъ полбъ (T. Spelta), съ полой соломой и болѣе или менѣе ломкимъ колосовымъ стержнемъ, нѣкоторыя изъ которыхъ съ самаго появленія ихъ дѣлались константными; помимо настоящихъ полбъ наблюдалось и появленіе при такомъ скрещиваніи формъ приближавшихся къ полбамъ по морфологическимъ признакамъ (стр. 298). Аналогичный случай наблюдался H. Vilmorin'омъ при скрещиваніи твердой и мягкой пшеницы [2]). Эти факты не только подтверждаютъ промежуточное филогенетическое положеніе вида T. Spelta между мягкими пшеницами и иммунными видами—T. durum, T. turgidum и T. dicoccum (въ опытахъ Чермака, насколько можно догадываться, были взяты обыкновенныя иммунныя западно-европейскія формы эммеровъ), но дѣлаютъ ясной самую динамику происхожденія этого вида.

---

[1]) Zeitschr. für Pflanzenzüchtung, Bd. II, 1914.

[2]) H. Vilmorin. Expériences de croissement entre des blés differents. Bull. de la S-té botanique de France. Tome 30, 1883.

Дикіе и культурные эммеры. Triticum dicoccum Schrank. и T. dicoccum dicoccoides Kcke. T. dicoccum многими авторами разсматривается какъ исходный видъ, давшій начало всѣмъ остальнымъ видамъ культурныхъ пшеницъ, за исключеніемъ однозернянокъ (Koernicke, Aaronsohn) или по крайней мѣрѣ такимъ видамъ, какъ T. durum, T. polonicum, T. turgidum (Schulz, Tschermak, Ларіоновъ, Флаксбергеръ); доказательство чему многіе авторы склонны видѣть въ фактѣ нахожденія A. Aaronsohn'омъ въ Сиріи и Strauss'омъ въ Персіи дикихъ пшеницъ по морфологическимъ признакамъ относящимся къ виду T. dicoccum и выдѣленныхъ въ настоящее время въ особую группу—T. dicoccoides Kcke. Въ особенности интересны въ генетическомъ отношеніи многочисленныя формы, найденныя Ааронсономъ въ Сиріи и до сихъ поръ еще, какъ слѣдуетъ, не описанныя. Нѣкоторыя изъ нихъ, судя по фотографіямъ приводимымъ Ааронсономъ, по колосовымъ признакамъ представлены не только расами, напоминающими типичныя формы эммеровъ, но также формами по строенію колосковъ похожими на польскія и твердыя пшеницы.

Реакціи на паразитическіе грибы обнаруживаютъ прежде всего, что большая группа расъ, объединяемыхъ видомъ T. dicoccum, физіологически чрезвычайно разнообразна. Къ этому виду относятся формы почти абсолютно иммунныя къ мучнистой росѣ и въ то же время устойчивыя къ бурой, желтой и даже линейной ржавчинѣ—сюда относятся западно-европейскія расы культурныхъ эммеровъ. Съ другой стороны въ этотъ же видъ входятъ формы весьма воспріимчивыя не только къ линейной и бурой ржавчинѣ, но сильно поражаемыя даже желтой ржавчиной, какъ русскіе поволжскіе, такъ и персидскіе эммеры. Наблюденія надъ дикими эммерами изъ Сиріи, присланными намъ Ааронсономъ, и въ особенности наблюденія надъ коллекціей дикихъ сирійскихъ эммеровъ проф. Персиваля въ Рединѣ, въ Англіи, обнаружили, что группа T. dicoccoides физіологически является весьма разнородной и включаетъ какъ устойчивыя къ желтой и бурой ржавчинѣ формы, такъ и воспріимчивыя.

Этотъ фактъ физіологической разнородности вида T. dicoccum, совершенно игнорируемый до сего времени, приходится прежде всего имѣть въ виду при выясненіи филогенезиса этого вида. Рѣшать вопросъ о томъ, является ли данный видъ родоначальникомъ другихъ видовъ культурныхъ пшеницъ безъ экспериментальныхъ данныхъ по гибридизаціи и основательнаго физіологическаго и морфологическаго изслѣдованія — намъ представляется преждевременнымъ. Но кое-что можетъ быть выяснено и въ настоящее время. Несомнѣнно, что иммунныя расы эммеровъ генетически близко стоятъ къ твердымъ и польскимъ пшеницамъ, на что указывалъ еще Кернике. Какъ можно видѣть изъ его описанія сортовъ, онъ имѣлъ въ виду именно западно-европейскіе эммеры, которые и по колосовымъ признакамъ напоминаютъ твердыя пшеницы (по формѣ колосковыхъ чешуй). Физіологическое сходство ихъ по имму-

нитету къ спеціализованнымъ паразитамъ подтверждается и опытами скрещиванія Чермака, Моск. Селекц. станціи и др.: скрещиваніе между этими видами удается легко и гибриды характеризуются въ общемъ полной плодовитостью. Отъ неиммуннаго вида мягкой пшеницы западно-европейскіе эммеры стоятъ филогенетически далеко, что подтверждается опытами скрещиванія западно-европейскихъ эммеровъ съ сортами мягкой пшеницы, при чемъ, какъ въ первомъ, такъ и во второмъ поколѣніи наблюдался большой процентъ безплодныхъ колосковъ, а во 2-мъ поколѣніи и цѣлыхъ растеній. Генетическое положеніе воспріимчивыхъ восточныхъ эммеровъ, распространенныхъ въ культурѣ въ Россіи и въ Персіи, повидимому, иное и физіологическія особенности заставляютъ предполагать близость ихъ къ мягкимъ пшеницамъ (за исключеніемъ индійскихъ иммунныхъ расъ эммеровъ), что и можно выяснить путемъ скрещиванія.

Что дикіе эммеры—T. dicoccoides Kcke. генетически родственны культурнымъ пшеницамъ доказывается не только морфологическими признаками, но и воспріимчивостью ихъ къ спеціализованнымъ грибамъ, паразитирующимъ на культурныхъ пшеницахъ. По опытамъ Чермака и Ааронсона T. dicoccoides скрещивается и даетъ болѣе или менѣе плодовитыхъ гибридовъ со всѣми видами пшеницъ, за исключеніемъ однозернянокъ. Высказанное Шульцемъ [1]) предположеніе, что большинство найденныхъ Ааронсономъ въ Сиріи дикихъ эммеровъ являются естественными гибридами между дикими однозернянками и дикимъ эммеромъ—мало вѣроятно въ виду рѣзкаго физіологическаго различія этихъ видовъ по отношенію къ паразитическимъ грибамъ: T. dicoccoides по нашимъ наблюденіямъ въ общемъ сильно поражается бурой ржавчиной и мучнистой росой,—дикія однозернянки наоборотъ сильно устойчивы къ нимъ. По опытамъ Чермака при скрещиваніи T. monococcum съ T. dicoccoides удается получить только безплодныхъ гибридовъ (189).

Въ 1914 г. опубликована интересная работа Zade: «Serologische Studien an Leguminosen und Gramineen» [2]). Въ своихъ изслѣдованіяхъ съ примѣненіемъ преципитиновыхъ реакцій или «серума» для выясненія филогенеза хлѣбныхъ злаковъ Zade, насколько видно по таблицамъ, пришелъ къ совершенно тѣмъ же выводамъ относительно филогенеза пшеницъ, къ какимъ пришли и мы, примѣняя для той же цѣли методъ грибныхъ реакцій и методъ скрещиванія. Такъ T. monococcum выдѣлилась у Zade среди всѣхъ остальныхъ пшеницъ реакціей серума и по его даннымъ занимаетъ особое генетическое мѣсто среди восьми видовъ. T. durum, T. turgidum, и polonicum, объединенные нами въ одну генетическую группу по реакціямъ иммунитета къ бурой и желтой ржавчинѣ и мучнистой росѣ, и у Zade составляютъ одну группу по реакціи серума.

---

[1]) A. Schulz. Die Geschichte der kultivierten Getreide. Halle 1913.
[2]) Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung, April, 1914, Bd. II, Heft 2.

T. vulgare, T. compactum и T. Spelta вели себя по отношенію къ реакціи серума такъ же, какъ по отношенію къ паразитическимъ грибамъ, отличаясь отъ предыдущихъ видовъ и составляя въ общемъ однородную группу. T. dicoccum дала реакцію, одинаковую съ T. durum, T. polonicum и T. turgidum, что опять не противорѣчитъ нашимъ результатамъ, такъ какъ по всей вѣроятности въ опытахъ Zade фигурировала иммунная западно-европейская форма эммера [1]). Къ сожалѣнію Zade не приводитъ ни названій, ни описаній сортовъ, съ которыми онъ работалъ, и поэтому невозможно провести полностью сопоставленіе его данныхъ.

Генеалогическая таблица пшеницъ, составленная Zade, не вполнѣ совпадаетъ съ вышеприведенными взглядами, такъ какъ имъ упускается изъ виду наличность двухъ рѣзко отличныхъ физіологически группъ среди вида T. dicoccum. Въ остальномъ его данныя совершенно тождественны съ нашими. Поразительный параллелизмъ грибныхъ и серологическихъ реакцій съ данными опытовъ скрещиванія еще болѣе подтверждаетъ возможность пользованія этими методами для генетическихъ и систематическихъ цѣлей [2]).

«Персидская пшеница».

Наиболѣе поучительный примѣръ значенія иммунитета, какъ физіологическаго признака въ генетикѣ и систематикѣ, съ которымъ намъ пришлось встрѣтиться при работѣ съ хлѣбными злаками—представляетъ случай съ «Персидской пшеницей».

Среди сотенъ сортовъ озимой и яровой мягкой пшеницы, изслѣдованныхъ въ теченіе 1911—1918 г.г., намъ удалось найти въ 1911 году одну скороспѣлую яровую расу, абсолютно устойчивую къ мучнистой росѣ. Несмотря на многочисленныя попытки искусственнаго ея зараженія въ полевыхъ условіяхъ и въ вегетаціонномъ домикѣ подъ стеклянными колпаками въ Россіи и въ Англіи эта пшеница оставалась совершенно иммунной. Ни разу не пришлось намъ видѣть на этой расѣ пустулы мучнистой росы, въ то время какъ роспія рядомъ съ нею въ тѣхъ же условіяхъ другія мягкія пшеницы всегда сильно поражались этимъ грибомъ. По испытаніи эта пшеница оказалась также сравнительно иммунной къ бурой, желтой и даже линейной ржавчинѣ, но въ значительно меньшей степени, чѣмъ къ мучнистой росѣ. Сѣмена этой пшеницы были получены отъ извѣстной Эрфуртской фирмы Haage & Schmidt подъ названіемъ «Persischer Weizen» и по наведеннымъ справкамъ были доставлены въ 90-хъ годахъ сѣмянной фирмой Иммеръ въ Москвѣ. На нашъ запросъ у фирмы Иммеръ намъ было предположительно сообщено, что эта пшеница по всей вѣрои-

---

[1]) Въ коллекціяхъ ботаническихъ садовъ Западной Европы обыкновенно распространены иммунные западно-европейскіе эммеры и очень рѣдко встрѣчаются воспріимчивыя восточныя расы.

[2]) Результаты примѣненія серологическаго метода и метода паразитическихъ реакцій были опубликованы почти одновременно. Наши данныя, вкратцѣ опубликованныя въ 1913 г., до 1914 г., повидимому, остались неизвѣстными Zade. Подробнѣе они были развиты въ Journal of Genetics, 1914.

ности была вывезена изъ Персіи въ 80-хъ годахъ вмѣстѣ съ другими растеніями, собиравшимися для этой фирмы.

Исключительная устойчивость «Персидской пшеницы» къ мучнистой росѣ настолько выдѣляетъ ее не только среди мягкихъ, но и среди другихъ сравнительно устойчивыхъ видовъ, какъ T. durum, T. turgidum, T. polonicum и T. monococcum, что это заставило обратить на нее особенное вниманіе и въ результатѣ удалось обнаружить цѣлый рядъ ея особенностей въ систематическомъ и генетическомъ отношеніи. Только среди западноевропейскихъ эммеровъ пришлось встрѣтить формы, аналогичныя по иммунитету «Персидской пшеницѣ», но и у этихъ устойчивыхъ сортовъ, при усиленномъ искусственномъ зараженіи въ вегетаціонномъ домикѣ, удавалось вызвать начальную стадію образованія пустулъ съ немногими конидіеносцами и конидіями («Subinfection» по Salmon'y).

По морфологическимъ признакамъ, положеннымъ въ основу современной классификаціи пшеницъ, «Персидская» пшеница относится къ разновидности мягкой пшеницы—T. vulgare var. fuliginosum Al. [1]), т.-е. она характеризуется чернымъ остистымъ колосомъ, опушенными чешуями и краснымъ зерномъ. Ости развиты не только на цвѣтковыхъ, но и на колосковыхъ чешуяхъ, что встрѣчается сравнительно рѣдко и, насколько намъ извѣстно, только у мягкихъ пшеницъ, что какъ будто еще больше подтверждаетъ морфологическую принадлежность «Персидской» пшеницы къ виду T. vulgare. Листва ея опушенная, какъ у большинства мягкихъ пшеницъ, и анатомически по величинѣ устьицъ и клѣтокъ не отличается отъ обычнаго типа мягкихъ пшеницъ. При детальномъ изслѣдованіи оказалось, что солома «Персидской» пшеницы сравнительно выполнена сердцевиной, что у мягкихъ пшеницъ наблюдается крайне рѣдко, стеблевые узлы замѣтно опушены, тогда какъ у мягкихъ пшеницъ они почти гладкіе и колосовой стержень очень тонкій, раза въ два уже, чѣмъ у мягкихъ пшеницъ. Въ общемъ на основаніи морфологическихъ признаковъ не трудно выдѣлить «Персидскую» пшеницу среди другихъ расъ, относимыхъ систематиками къ разновидности var. fuliginosum Al.; но во всякомъ случаѣ, несмотря на нѣкоторыя особенности въ строеніи, по морфологическимъ признакамъ пришлось бы отнести ее къ виду—T. vulgare Vill.[2]), куда она и относится систематиками (см. Фляксбергеръ. Опредѣлитель пшеницъ).

Совершенно иначе обстоитъ дѣло, если обратиться къ физіологическому комплексу «Персидской» пшеницы, помимо разсмотреннаго выше отношенія ея къ грибнымъ паразитамъ.

При гибридизаціи оказалось, что «Персидская» пшеница, несмотря на морфологическое сходство съ мягкими пшеницами, почти не скрещивается съ ними и даетъ огромный $^0/_0$ безплодныхъ колосковъ въ первомъ

---

[1]) Фляксбергеръ. «Опредѣлитель пшеницъ», стр. 167—168.

[2]) Въ различныхъ районахъ Европейской и Азіатской Россіи и въ Персіи нами найдено нѣсколько расъ, относящихся къ T. vulgare v. fuliginosum Al., но всѣ онѣ, за исключеніемъ «Персидской» пшеницы, сильно воспріимчивы къ мучнистой росѣ.

поколѣніи. Большая часть растеній 2-го поколѣнія при такомъ скрещиваніи проявляетъ полное или частичное безплодіе. Даже съ расами той же разновидности v. fuliginosum намъ не удалось до сихъ поръ получить гибридовъ. Также не удается скрещиваніе «Персидской» пшеницы съ различными расами близкаго къ мягкимъ пшеницамъ вида T. compactum. Небольшое количество зерна отъ скрещиваній съ мягкими и карликовыми пшеницами было всегда мелкимъ, щуплымъ и по большей части невсхожимъ. Въ тѣхъ рѣдкихъ случаяхъ, когда удавалось получить гибридовъ 2-го поколѣнія отъ такого скрещиванія съ обыкновенными или карликовыми пшеницами, расщепленіе обнаруживало картину, которая наблюдается только при весьма отдаленныхъ скрещиваніяхъ: на ряду съ безплодіемъ большинства растеній наблюдалось появленіе уродливыхъ формъ, растеній съ новыми признаками и чрезвычайно запутанныя отношенія, не поддающіяся простымъ менделевскимъ схемамъ. Легче удается скрещиваніе съ настоящими полбами (T. Spelta), но и тутъ въ 1-мъ и 2-мъ поколѣніи наблюдается большой % безплодныхъ колосковъ и растеній и картина расщепленія весьма сложна. Изслѣдованіе пыльцы гибридовъ 2-го поколѣнія «Персидской» пшеницы съ представителями видовъ T. vulgare, T. compactum, T. Spelta обнаружило высокій % недоразвитыхъ пыльцевыхъ зеренъ у большинства растеній.

Наоборотъ, скрещиваніе «Персидской» пшеницы съ иммунными видами твердыхъ, англійскихъ и польскихъ пшеницъ и съ иммунными расами эммеровъ удается сравнительно легко, гибриды 1-го и послѣдующихъ поколѣній вполнѣ плодовиты, пыльца ихъ развита нормально и процессъ расщепленія происходитъ нормальнѣе, чѣмъ въ предыдущихъ скрещиваніяхъ. Другими словами, какъ по реакціямъ иммунитета, такъ и по результатамъ скрещиванія «Персидская» пшеница стоитъ физіологически и генетически ближе къ группѣ T. durum, T. polonicum, T. turgidum и T. dicoccum, морфологически отличными отъ нея, чѣмъ къ болѣе сходной морфологически группѣ T. vulgare. Даже съ генетически изолированными однозернянками, но имѣющими сходство съ «Персидской» пшеницей по иммунитету, намъ удалось получить гибридовъ, хотя и съ рѣзко выраженнымъ безплодіемъ въ 1-мъ и послѣдующихъ поколѣніяхъ (только отдѣльныя растенія 2-го поколѣнія дали нѣкоторое количество зерна).

Цитологическія изслѣдованія, произведенныя по нашей просьбѣ А. Г. Николаевой, обнаружили, что «Персидская» пшеница по числу хромозомъ, какъ въ редукціонномъ дѣленіи такъ и въ вегетативныхъ органахъ характеризуется бо́льшимъ числомъ, чѣмъ обычно указывается для пшеницъ (M. Koernicke). Вмѣсто 8 хромозомъ ихъ оказалось у «Персидской» пшеницы не менѣе 10—11; двойное число ихъ въ корешкахъ вмѣсто указываемыхъ для пшеницы 16 хромозомъ оказалось не менѣе 28. Вѣроято, что и въ гаплоидномъ дѣленіи число ихъ больше найденнаго; для точнаго установленія чиселъ необходимы дальнѣйшія изслѣдованія. И въ томъ и другомъ случаѣ хромозомы были рѣзко очерчены,

и у насъ нѣтъ сомнѣній въ томъ, что ихъ число превышаетъ указываемое для пшеницы. Къ сожалѣнію, благодаря трудности цитологическихъ изслѣдованій не всѣ еще виды пшеницы достаточно изучены въ этомъ отношеніи и мы не знаемъ точно, насколько однородны въ этомъ отношеніи виды пшеницы, не наблюдается ли уклоненій отъ обычныхъ чиселъ 8 хромозомъ для гаплоиднаго дѣленія и 16 для диплоиднаго дѣленія (M. Koernicke, Bailey, А. Г. Николаева); изученіе же клѣточнаго механизма видовъ чрезвычайно существенно для выясненія филогеніи пшеницъ.

Цитологически «Персидская» пшеница выдѣляется также необыкновенной крупностью ея хлоропластовъ; въ среднемъ они раза въ два крупнѣе, чѣмъ у обыкновенныхъ мягкихъ пшеницъ и въ частности у воспріимчивыхъ расъ T. vulgare var. fuliginosum Al. Въ строеніи наружнаго слоя эндосперма зерна, какъ это выяснено по нашей просьбѣ Е. Е. Успенскимъ и А. Ю. Фрейманъ, у «Персидской» пшеницы наблюдаются нѣкоторыя особенности по сравненію не только съ обыкновенными пшеницами, но и съ другими видами пшеницъ: пористость оболочекъ этихъ клѣтокъ у «Персидской» пшеницы выражена очень рѣзко и на поперечномъ разрѣзѣ оболочки имѣютъ видъ бусъ.

Такимъ образомъ реакція на спеціализованныхъ паразитовъ дала возможность въ этомъ случаѣ обнаружить цѣлый рядъ физіологическихъ и цитологическихъ особенностей, чрезвычайно важныхъ для филогеніи пшеницъ и въ частности для «Персидской» пшеницы. И нѣтъ никакихъ сомнѣній въ необходимости совершенно выдѣлить эту форму филогенетически изъ вида T. vulgare и въ частности изъ разновидности var. fuliginosum Al.; куда она отнесена систематиками на основаніи морфологическихъ признаковъ. Отнести ее къ какому-либо изъ близкихъ къ ней физіологически видовъ, въ виду ея своеобразныхъ морфологическихъ признаковъ намъ не представляется возможнымъ, пока въ основу классификацій ставятся морфологическіе признаки, и поэтому предварительно за совокупность всѣхъ вышеприведенныхъ физіологическихъ и морфологическихъ признаковъ мы выдѣляемъ ее въ отдѣльный видъ подъ названіемъ Triticum persicum mihi.

Въ 1916 г., во время поѣздки въ Персію, мы тщетно искали эту пшеницу на поляхъ Астрабадской, Мазандеранской, Казвинской и Хамаданской провинцій и въ Хоросанѣ. Нѣтъ ея и въ коллекціи Бюро по Прикладной Ботаникѣ, собранной изъ другихъ западныхъ и южныхъ провинцій Персіи. Расы персидскихъ мягкихъ пшеницъ (преимущественно озимыя), принадлежащія къ разновидности T. vulgare var. fuliginosum Al. даже съ хорошо развитыми остями на колосковыхъ чешуяхъ, какъ у нашей T. persicum, по испытаніи въ Москвѣ, оказались сильно поражаемыми и имѣющими мало общаго съ Triticum persicum. Возможно, что T. persicum воздѣлывается въ районахъ, близкихъ къ Месопотаміи, гдѣ сортовой составъ воздѣлываемыхъ пшеницъ весьма разнообразенъ, насколько можемъ судить по нѣсколькимъ образцамъ, видѣннымъ изъ

этихъ мѣстъ, можетъ быть ее удастся найти въ Южной Персіи. Въ сѣверной Персіи ея, повидимому, совершенно нѣтъ.

Резюмируя вышеизложенныя данныя по филогеніи видовъ пшеницы въ связи съ реакціями ихъ на спеціализованныхъ паразитовъ, мы приходимъ къ слѣдующей схемѣ филогенетическихъ отношеній между видами пшеницы:

ГРУППА I.

1. Triticum vulgare Vill.

2. Triticum compactum Host. составляютъ одну физіологическую и генетическую группу, характеризующуюся воспріимчивостью къ Erysiphe graminis DC., Puccinia graminis Pers., P. triticina Eriks. и P. glumarum Erik. (къ послѣдней значительное число расъ въ большей или меньшей степени устойчиво).

---

3. Triticum Spelta L., генетически и физіологически ближе всего стоитъ къ T. vulgare, т.-е. къ 1-й группѣ видовъ, и характеризуется средней воспріимчивостью къ Erysiphe graminis, Puccinia triticina, P. glumarum и сильной воспріимчивостью къ P. graminis.

4. T. dicoccum Schrank и T. dicoccoides Kcke представлены какъ расами иммунными къ Erysiphe graminis, Puccinia triticina, P. glumarum и P. graminis, такъ и расами, воспріимчивыми ко всѣмъ этимъ грибамъ. 1-я группа расъ физіологически и генетически ближе стоитъ ко II-й группѣ видовъ (T. durum, T. polonicum, T. turgidum); воспріимчивыя расы филогенетически, повидимому, связаны съ 1-й группой видовъ (T. vulgare).

5. Triticum persicum mihi—«Персидская пшеница» выдѣлена нами предварительно въ самостоятельный видъ и характеризуется абсолютной устойчивостью къ Erysiphe graminis и сравнительной устойчивостью къ бурой, желтой и линейной ржавчинѣ. Физіологически и генетически стоитъ ближе ко II-й группѣ видовъ (T. durum, T. polonicum, T. turgidum) и къ иммуннымъ расамъ T. dicoccum. Морфологически похожа на T. vulgare, куда ее раньше и относили.

ГРУППА II.

6. Triticum durum Desf.

7. Triticum turgidum L.

8. Triticum polonicum L. составляетъ вторую генетическую и физіологическую группу видовъ. Всѣ три вида характеризуются сравнительной устойчивостью къ Puccinia triticina, P. glumarum и Erysiphe graminis и въ общемъ меньше поражаются P. graminis, чѣмъ 1-я группа видовъ [1]).

Сюда же относятся и абиссинскія карликовыя пшеницы.

---

[1]) Весьма проницательными въ свѣтѣ современныхъ знаній о филогенезѣ пшеницъ представляются соображенія Анри Вильморена, высказанныя еще 40 лѣтъ

ГРУППА III.

9. **Triticum monococcum** L. составляетъ обособленную генетическую и физіологическую группу и характеризуется исключительнымъ иммунитетомъ къ Puccinia triticina, P. glumarum, P. graminis; сравнительно устойчивъ также къ Erysiphe graminis.

Вѣроятно, съ углубленіемъ генетическихъ и физіологическихъ изслѣдованій надъ сортами пшеницы приведенная схема филогенетическихъ отношеній будетъ значительно усложнена. До настоящаго времени почти не изучены дикія формы пшеницъ и культурные сорта, воздѣлываемые въ Африкѣ и Юго-Западной Азіи. Цѣль нашей схемы исключительно резюмировать то, что сообщено въ главѣ относительно филогенеза видовъ пшеницы въ связи съ явленіями иммунитета и воспріимчивости къ паразитамъ, какъ филогенетическаго признака.

Филогенія культурной и горной ржи.

Генетически группа формъ, объединяемая понятіемъ культурной ржи—Secale cereale L. гораздо уже и однороднѣе, чѣмъ разсмотрѣнная выше группа пшеницъ: всѣ сорта ржи свободно скрещиваются между собой и благодаря перекрестному опыленію не рѣзко разграничены. Поэтому, какъ и можно было предполагать, среди отдѣльныхъ формъ культурной ржи мы не встрѣчаемъ рѣзкихъ различій въ степени воспріимчивости къ спеціализованнымъ паразитамъ (Erysiphe graminis f. secalis, P. dispersa Eriks., P. glumarum f. secalis и P. graminis). Предполагаемый нами родоначальникъ культурной ржи—различныя формы сорной ржи, засоряющія въ Юго-Западной Азіи посѣвы древнѣйшихъ культуръ—пшеницы и ячменя [1]) мало отличимъ по внѣшнему виду отъ европейской культурной ржи, и какъ показали наблюденія, не отличается отъ культурной ржи и по реакціямъ къ ржанымъ паразитамъ.

Филогенетически близко къ культурной сорной ржи—Secale cereale L. стоитъ видъ дикой горной многолѣтней ржи—Secale montanum Guss. По опытамъ Чермака (189) оба вида легко скрещиваются между собой и даютъ многолѣтнихъ плодовитыхъ гибридовъ. Чермакъ получилъ и второе поколѣніе гибридовъ между этими видами. Физіологическое, а слѣдовательно и генетическое сходство этихъ видовъ подтверждается и отношеніемъ горной ржи къ спеціализованнымъ грибнымъ паразитамъ культурной ржи. Secale montanum сильно поражается ржаной мучнистой росой, бурой и желтой ржавчиной.

тому назадъ на основаніи результатовъ скрещиванія разныхъ видовъ пшеницы между собой. Вотъ что писалъ H. Vilmorin въ 1883 г. въ Bull. de la S-té botanique de France, Tome 30: «On pourrait en conclure que, bien qu'appartenant tous à la même espèce, les froments cultivés forment 2 groupes principaux, dont l'un comprendrait les Blés tendres et les Epéautres et l'autre les Blés durs et les Poulards. Cette division correspondrait à un caractère de végétation assez important, les Blés du premier groupe ayant la paille creuse et ceux du second la paille plus ou moins pleine. Croisés entre eux, les Blés d'un même groupe donneraient une descendance plus uniforme que quand le croisement a lieu entre Blés des groupes differents».

[1]) Н. Вавиловъ. О происхожденіи культурной ржи. Труды Бюро по прикладной ботаникѣ 1917.

Филогенезъ сортовъ ячменя и отношеніе ихъ къ спеціализованнымъ паразитамъ.

И качественно и количественно по числу разновидностей культурные ячмени представляютъ сравнительно тѣсную генетическую группу. Всѣ разновидности ячменей, какъ двурядныя, шестирядныя, голыя и пленчатыя свободно скрещиваются между собой и въ любомъ направленіи даютъ плодовитыхъ гибридовъ (опыты Чермака, Биффена, Римпау и Моск. Селекціонной станціи). Соотвѣтственно этому въ этой группѣ нѣтъ столь рѣзкихъ физіологическихъ различій по иммунитету, какъ въ генетически разнородной группѣ пшеницъ.

Повидимому наиболѣе обособлены генетически шестирядные голые ячмени, о чемъ свидѣтельствуютъ особенности въ строеніи вегетативныхъ органовъ—широкіе листья, своеобразная тонкостѣнная солома, широкія ости, а также гибридологическій анализъ: при скрещиваніи съ обыкновенными пленчатыми ячменями у многихъ гибридовъ во второмъ поколѣніи появляются новыя гладкоостыя формы и очень часто въ болѣе позднихъ поколѣніяхъ наблюдается отщепленіе альбиническихъ растеній, а также проявляется нерѣдко въ рѣзкой формѣ наслѣдственная черезверница, т.-е. недоразвитіе части колосковъ у многихъ растеній, соотвѣтствующее частичному безплодію у гибридовъ. Генетическая обособленность подтверждается и относительнымъ иммунитетомъ шестирядныхъ голыхъ ячменей къ мучнистой росѣ и ячменной ржавчинѣ—P. simplex.

Ближайшими генетически дикими формами, тѣсно связанными съ культурными ячменями, являются дикіе двурядные ячмени, встрѣчающіеся въ Азіи и въ Африкѣ, объединяемые Р. Э. Регелемъ въ одну разновидность—Hordeum distichum v. spontaneum C. Koch., и морфологически и физіологически сходные съ культурными ячменями, такъ какъ они даютъ съ ними плодовитыхъ гибридовъ и воспріимчивы къ грибамъ, поражающимъ культурные сорта.

Самостоятельную обособленную генетическую группу, совершенно иммунную къ мучнистой росѣ и желтой ржавчинѣ, которую не удалось скрестить до сего времени съ культурными ячменями, составляютъ виды: H. murinum, H. violaceum и H. bulbosum, на которыхъ соотвѣтственно паразитируютъ самостоятельныя расы и виды паразитическихъ грибовъ.

Филогенезъ видовъ овса и ихъ отношеніе къ паразитамъ.

Овсы, подобно пшеницамъ, представляютъ группу, въ которой особенно наглядно проходитъ параллелизмъ явленій иммунитета и филогенеза растеній. Культурные овсы относятся къ слѣдующимъ линеевскимъ видамъ: Avena diffusa Asch. & Gr., Av. orientalis Schreb., A. nuda L., A. strigosa Schreb., A. brevis Roth. и A. byzantina C. Koch.[1]).

Происхожденіе овсовъ было безспорно полифилитическимъ, хотя родоначальныя формы культурныхъ овсовъ почти не извѣстны. За полифилетизмъ ихъ происхожденія говоритъ физіологическая и генетическая обособленность отдѣльныхъ видовъ, подтверждаемая морфологическими

---

[1]) A. Thellung. Über die Abstammung. d. systematischen Wert u. d. Kulturgeschichte d. Saathafer-Arten. 1911. Vierteljahrsschrift d. Naturf. Ges. Zürich, Jahrg. 56.

различіями и отчасти географическимъ распредѣленіемъ культуры видовъ овса.

1. Первую, наиболѣе многочисленную группу овса, особенно богатую формами, составляютъ виды A. diffusa Asch. & Gr. и A. orientalis Schreb., связанные переходными формами, легко скрещивающіеся между собой и характеризующіеся сильной воспріимчивостью къ спеціализованнымъ паразитическимъ грибамъ культурныхъ овсовъ. Къ этой же группѣ относятся и дикіе виды овсюговъ: A. fatua L. и A. Ludoviciana Dur., такъ же какъ и мелкозерныя расы A. sterilis L., легко скрещивающіяся съ культурными овсами. Ихъ физіологическая близость къ A. diffusa подтверждается какъ воспріимчивостью къ паразитамъ культурныхъ овсовъ, такъ и сходствомъ реакцій серума (Zade).

Наиболѣе пеструю генетическую группу овсовъ составляетъ видъ A. diffusa, нѣкоторыя расы котораго, рѣзко отличаясь по иммунитету къ корончатой ржавчинѣ, отличаются при ближайшемъ изученіи также рядомъ морфологическихъ признаковъ, и весьма вѣроятно, что съ углубленіемъ физіологическаго и генетическаго изученія этой группы придется значительно усложнить схему филогенеза этого вида. Расы, выдѣляющіяся по иммунитету, нерѣдко характеризуются особенностями въ строеніи вегетативныхъ органовъ, на что пока почти не обращается вниманія при классификаціи овсовъ. (См. «Матеріалы» и въ гл. IV таблицы для овса). Насколько можно судить по предварительнымъ опытамъ, рѣзко выдѣляющіяся по иммунитету расы отличаются и по характеру расщепленія признаковъ при гибридизаціи.

2. Вторую генетическую группу, сравнительно малочисленную, составляютъ формы, объединяемыя видами: Avena strigosa Schreb. и A. brevis Roth. Группа эта, по крайней мѣрѣ въ своихъ типичныхъ представителяхъ, генетически ясно обособлена отъ предыдущей, не скрещиваясь съ ней. Многочисленныя попытки на Московской Селекціонной станціи (С. И. Жегаловъ, Вавиловъ, В. А. Попова) скрестить обычныя расы A. strigosa и A. brevis съ представителями первой группы не дали положительныхъ результатовъ.

Филогенетическая обособленность этой группы подтверждается и тѣмъ, что виды A. brevis и A. strigosa характеризуются исключительнымъ иммунитетомъ къ головнѣ. До настоящаго времени, несмотря на многократные опыты искусственнаго зараженія обыкновенныхъ расъ этихъ видовъ, воздѣлываемыхъ и засоряющихъ поля въ Западной Европѣ и Привислинскихъ губерніяхъ, намъ ни разу не удалось наблюдать пораженіе ихъ головней. Эти виды иммунны также въ значительной степени къ мучнистой росѣ и корончатой ржавчинѣ. Между собой A. strigosa и A. brevis скрещиваются легко и даютъ совершенно плодовитыхъ гибридовъ. Самое скрещиваніе было произведено нами на основаніи сходства этихъ видовъ по реакціямъ на паразитовъ.

Филогенетическая обособленность A. strigosa и A. brevis отъ предыдущей группы подтвердилась и методомъ преципитиновыхъ реакцій (Zade).

На основаніи морфологическаго сходства систематики (А. И. Мальцевъ, A. Schulz, A. Thellung) склонны связывать филогенезъ видовъ A. strigosa и A. barbata съ дикимъ видомъ A. barbata Pott. Нѣкоторыя расы этого вида дѣйствительно не поражаются головней и корончатой ржавчины, и какъ будто подкрѣпляютъ это мнѣніе. Но филогенія этой группы, какъ увидимъ ниже, сложнѣе, чѣмъ рисуется систематикамъ-морфологамъ.

3. Особую группу культурныхъ овсовъ составляютъ средиземноморскія формы, объединяемыя видомъ A. byzantina C. Koch. [1]). Группа эта, повидимому, представлена большимъ числомъ расъ, различимыхъ и морфологически, и физіологически и требуетъ детальнаго изученія. За самостоятельность этого вида, который Trabut, Thellung и Schulz связываютъ генетически съ дикимъ видомъ A. sterilis L., говоритъ географическая обособленность культуры этого вида, морфологическія особенности въ строеніи колосковъ, особенности въ процессѣ расщепленія при скрещиваніи съ другими видами Avena (С. И. Жегаловъ) и наконецъ, что для насъ особенно важно, иммунитетъ къ головнѣ и корончатой ржавчинѣ. Выдѣленіе A. byzantina подтверждается преципитиновыми реакціями (Zade).

Голые овсы представлены немногими формами, филогенетическое положеніе которыхъ до послѣдняго времени совершенно не выяснено. Большинство авторовъ условно, подъ знакомъ ? относитъ ихъ къ первой разсмотрѣнной выше группѣ овсовъ (Thellug, Schulz [2]) и др.).

Изслѣдовавъ въ отношеніи паразитическихъ грибовъ двѣ разновидности A. nuda L., одну съ крупнымъ зерномъ и крупными безостыми колосками—var. inermis Kcke и другую съ очень мелкимъ зерномъ и колосками, снабженными двумя остями—var. biaristata Ascher. & Graeb.—мы убѣдились, что физіологически онѣ имѣютъ мало общаго, какъ мало въ сущности онѣ похожи другъ на друга и морфологически, особенно по вегетативнымъ органамъ. A. nuda var. inermis оказалась сильно поражаемой корончатой ржавчиной, мучнистой росой и головней; A. nuda var. biaristata, наоборотъ, сравнительно иммунной къ корончатой ржавчинѣ и мучнистой росѣ и даже обнаружила явные слѣды иммунитета къ головнѣ (см. гл. 1-ую и 4-ую).

На основаніи сходства въ грибныхъ реакціяхъ была сдѣлана попытка скрестить A. nuda var. biaristata съ A. brevis и A. strigosa, и наше предположеніе о физіологическомъ сходствѣ этихъ формъ вполнѣ оправдалось. Въ настоящее время у насъ имѣется уже четвертое поколѣніе плодовитыхъ гибридовъ мелкаго голаго овса съ обоими видами. Филогенетическое единство этихъ формъ подтвердилось еще болѣе любопытнымъ фактомъ появленія во второмъ поколѣніи отъ скрещиванія A. brevis съ var. biaristata большого числа растеній морфологически и физіологи-

---

[1]) L. Trabut. Observations sur l'origine des avoines cultivées. 4 Conférence Internationale de Génétique. 1913.

[2]) A. Schulz. Die Geschichte d. Saathafers, Jahresb. d. Westfäl. Provinzial-Vereins. Bd. 41, 1913 стр. 204—217.

чески, неотличимыхъ отъ A. strigosa, нѣкоторыя изъ которыхъ остались константными въ третьемъ поколѣніи. Скрещиваніе же голаго мелкаго овса съ обыкновенными пленчатыми воспріимчивыми овсами изъ первой группы (A. diffusa и A. orientalis), физіологически отличными, до настоящаго времени не удалось, несмотря на значительное число опытовъ въ этомъ направленіи. Такимъ образомъ и физіологически и генетически A. nuda var. biaristata относится ко второй генетической группѣ культурныхъ овсовъ, т.-е. филогенетически связанъ съ видами A. brevis и A. strigosa.

Avena nuda var. inermis по реакціямъ не имѣетъ ничего общаго со второй группой, и, какъ можно было ожидать, не скрещивается съ A. brevis и A. strigosa и, наоборотъ, легко скрещивается съ обыкновенными овсами изъ первой группы (Surface, Garton) и генетически его слѣдуетъ отнести къ первой группѣ овсовъ.

Воспріимчивыя расы A. strigosa и A. barbata.

Въ коллекціи злаковъ ботаническаго сада Кью въ Лондонѣ намъ пришлось найти въ 1914 г. расу Avena strigosa, которая въ отличіе отъ обыкновенныхъ формъ этого вида, оказалась сильно пораженной мучнистой росой. По внѣшнему виду эта раса мало отличалась отъ типичныхъ иммунныхъ формъ этого вида, выдѣляясь лишь болѣе свѣтлой окраской и нѣсколько большимъ опушеніемъ цвѣточныхъ чешуй [1]). Изслѣдованіе этой расы обнаружило, что она также чрезвычайно воспріимчива и къ головнѣ. Всѣ зерна, зараженныя въ 1916 г. дали зараженныя растенія. Слабо устойчива эта раса и къ корончатой ржавчинѣ. Въ 1917 г. по нашей просьбѣ О. В. Бобко были произведены скрещиванія этой расы съ обыкновеннымъ развѣсистымъ овсомъ — A. diffusa, и оказалось, что эта раса легко скрещивается съ обыкновенными овсами. Т.-е. и физіологически и генетически эта раса не имѣетъ ничего общаго со второй группой видовъ овса, куда ее долженъ отнести систематикъ на основаніи морфологическаго комплекса.

Этотъ фактъ показываетъ, какъ и выше разобранный случай съ «персидской пшеницей», какимъ образомъ реакціи на спеціализованныхъ паразитовъ могутъ быть использованы въ цѣляхъ систематики и генетики и еще разъ показываетъ, какъ осторожно приходится судить по однимъ морфологическимъ признакамъ о генетическомъ положеніи растенія.

Подобнымъ же образомъ реакціи на паразитовъ обнаруживаютъ физіологическую, а слѣдовательно и генетическую разнородность расоваго состава морфологическаго вида A. barbata Pott. Нѣкоторыя расы этого вида (распространенныя, напр., въ Елизаветпольской губ.) проявляютъ иммунитетъ къ головнѣ и въ этомъ отношеніи физіологически примыкаютъ къ иммуннымъ расамъ A. strigosa; другія напр., собранныя нами въ С. Персіи и въ Закаспійской области на границѣ съ Афганистаномъ, сильно поражаются этимъ грибомъ; нѣкоторыя изъ этихъ послѣд-

[1]) Цвѣточныя чешуи покрыты въ этомъ случаѣ рѣдкими щетинками; у обыкновенныхъ иммунныхъ расъ, возделываемыхъ въ Западной Европѣ, на чешуяхъ развиты только одиночныя щетинки.

ихъ расъ между прочимъ характеризуются локализаціей инфекціи (образованія споръ) исключительно въ тычинкахъ, что опять свидѣтельствуетъ объ особенностяхъ природы этихъ расъ.

Въ цѣломъ, приведенные факты заставляютъ скептически относиться къ простымъ схемамъ филогенеза овсовъ, приводимымъ нѣкоторыми систематиками (Thellung, Schulz и др.).

Послѣ того, какъ эти строки были набраны, въ 1919 году А. Г. Николаевой на Моск. Селекц. Станціи для провѣрки вышеуказанныхъ филогенетическихъ положеній и для выясненія въ то же время примѣнимости цитологическаго метода для рѣшенія вопросовъ филогенеза были изслѣдованы виды овса на число хромозомъ при диплоидномъ дѣленіи (въ корешкахъ).

Данныя этихъ изслѣдованій поразительно совпадаютъ съ положеніями, установленными путемъ метода реакцій иммунитета къ паразитическимъ грибамъ и гибридологическимъ методамъ.

Такъ, A. diffusa, A. orientalis, A. fatua, A. Ludoviciana, составляющіе особую генетическую группу, какъ указано выше, и цитологически объединяются въ отдѣльную группу, характеризующуюся большимъ числомъ хромозомъ (до 40—50) A. brevis и A. strigosa—вторая иммунная генетическая групна, наоборотъ, характеризуется малымъ числомъ хромозомъ (14—16) [1]).

Голые овсы, опредѣленно относящіеся къ обѣимъ группамъ по иммунитету и способности скрещиваться, соотвѣтственно распались на двѣ группы и по клѣточному механизму. Воспріимчивый A. nuda v. inermis сходенъ по числу хромозомъ съ A. diffusa (около 40); иммунный A. nuda v. biaristata, аналогично A. brevis и A. strigosa, имѣетъ малое число хромозомъ (16).

A. byzantina и A. sterilis, скрещивающіеся съ A. diffusa, хотя нѣсколько и отличимы по хромозомамъ отъ A. sativa, но все же характеризуются большимъ числомъ ихъ, близкимъ къ A. sativa.

Такимъ образомъ, всѣ 4 метода: гибридологическій, цитологическій, преципитиновый и реакціи иммунитета къ паразитическимъ грибамъ дали въ цѣломъ тождественные результаты въ смыслѣ выясненія филогенеза видовъ овса, и въ этомъ направленіи интересны дальнѣйшія болѣе детальныя изслѣдованія.

Филогнезъ видовъ кукурузы и отношеніе ихъ къ паразитамъ.

Изъ трехъ родовъ: Coix, Euchlena и Tripsacum, составляющихъ вмѣстѣ съ Zea Mais L.—трибу Maydeae, наиболѣе тѣсно филогенетически съ культурной кукурузой связанъ родъ Euchlena—тео-синте, что доказывается, помимо морфологическаго сходства, возможностью полученія гибридовъ между этими родами. Harshberger'у удалось получить такихъ

---

[1]) Воспріимчивая форма A. strigosa изъ Кью, повидимому, характеризуется малымъ числомъ хромозомъ, но она еще подлежитъ дальнѣйшему изученію.

гибридовъ между обыкновенной кукурузой и видомъ Euchlena mexicana [1]). Физіологическое сходство между Euchlena и Zea Mais можно видѣть и изъ того факта, что узко спеціализованный видъ головни—Ustilago Zeae Unger паразитируетъ на видахъ обоихъ родовъ, не переходя на Coix и Tripsacum.

Можно бы было привести еще рядъ примѣровъ, какъ реакціи по отношенію къ спеціализованнымъ паразитическимъ грибамъ помогаютъ пониманію генетическихъ отношеній между растительными формами у другихъ растеній, напр., у льна, винограда, розъ, бобовъ и др. (см. гл. 4-ую). Но и приведенныхъ примѣровъ достаточно для иллюстраціи развиваемыхъ положеній. Намъ представляется, что детальное изученіе филогенеза любой группы растеній и параллельное изслѣдованіе видовъ и разновидностей по отношенію къ спеціализованнымъ паразитамъ вскроетъ связь филогенеза тѣхъ или другихъ видовъ и расъ съ особенностями ихъ реакцій къ паразитамъ.

Распредѣленіе родовъ и видовъ грибныхъ паразитовъ по хозяевамъ и филогенезъ растеній.

Въ предыдущихъ параграфахъ разсмотрѣно главнымъ образомъ распредѣленіе иммунитета и воспріимчивости въ предѣлахъ узкихъ генетическихъ группъ хозяевъ-растеній. Но, если обратиться къ распредѣленію видовъ и родовъ паразитическихъ грибовъ въ растительномъ мірѣ по родамъ и семействамъ, можно прослѣдить ту же общую связь паразитизма грибовъ съ филогенезомъ растеній-хозяевъ. Сопоставляя списки морфологическихъ видовъ и родовъ паразитовъ, установленныхъ на различныхъ родахъ и видахъ растеній, можно видѣть, что чѣмъ дальше отстоятъ филогенетически виды и роды хозяевъ, тѣмъ рѣзче они различаются и по видовому и по родовому составу паразитовъ. Какую огромную роль играетъ индивидуальность хозяина въ обособленіи видовъ и родовъ паразитическихъ грибовъ свидѣтельствуетъ фактъ существованія опредѣлителей грибовъ по хозяевамъ [2]). Очень часто, не зная вида растенія-хозяина, почти невозможно точно опредѣлить паразита. Самыя видовыя названія большинства паразитическихъ грибовъ даны по родамъ растеній-хозяевъ.

Можно бы было привести много примѣровъ параллелизма филогенеза родовъ растеній съ обособленіемъ видовъ и родовъ паразитическихъ грибовъ.

---

[1]) J. Burtt-Davy. Maize. A text-book. 1914.

[2]) Напр., P. A. Saccardo. Sylloge fungorum, vol. 13, Pars 2, Index universalis nominum plantarum hospitum specierumque omnium fungorum. 1898.

С. И. Ростовцевъ. Пособіе къ опредѣленію паразитныхъ грибовъ по растеніямъ-хозяевамъ. 2-е изданіе 1908.

Lindau и др. Въ большихъ монографіяхъ, посвященныхъ отдѣльнымъ группамъ паразитическихъ грибовъ въ послѣдніе годы, какъ правило, въ концѣ приводится списокъ растеній-хозяевъ для облегченія опредѣленія грибовъ. См. напр. Sydow. Monographia Uredinarum. 1904—1915; Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Oesterreich und der Schweiz 2. Auflage, и др.

Такъ, виды Hordeum bulbosum, H. pratense, H. murinum, H. nodosum филогенетически, какъ мы видѣли, далеки отъ видовъ культурнаго ячменя—H. vulgare и H. distichum. Просматривая списки видовъ паразитическихъ грибовъ, установленныхъ для той и другой группы, можно видѣть, что первая изъ нихъ включаетъ рядъ видовъ и родовъ, совершенно неизвѣстныхъ на культурныхъ ячменяхъ, какъ, напр., Tilletia hordei Kcke, Uromyces hordei Tracy и др., но съ другой стороны на ней не паразитируютъ нѣкоторые виды грибовъ, свойственные культурнымъ ячменямъ.

Родъ Agropyrum, который раньше объединялся съ пшеницами въ родъ Triticum, несомнѣнно стоитъ филогенетически далеко отъ культурныхъ пшеницъ; всѣ попытки получить многолѣтнюю пшеницу съ корневищемъ путемъ скрещиванія обыкновенной пшеницы съ пыреемъ, какъ и слѣдовало ожидать, не увѣнчались успѣхомъ; генетическое обособленіе рода Agropyrum отъ пшеницы подтверждается и тѣмъ, что видовой составъ грибной флоры, паразитирующей на обоихъ родахъ не одинаковъ: такъ на пырѣ паразитируютъ—Urocystis agropyri Schroet., Ustilago hypodutes Fries, Puccinia agropyri Ell. et Ev., Puccinia persistens Plowr., Puccinia actaeae—agropyri Ed. Fisch.,—виды, неизвѣстные на пшеницѣ, и, обратно, цѣлый рядъ видовъ грибовъ пшеницы, не говоря о «біологическихъ» видахъ, не переходитъ на пырей.

Роды, генетически ближе стоящіе къ пшеницѣ, какъ Aegilops, съ которымъ она даже можетъ быть скрещена (плодовитыя растенія получаются только при повторномъ опыленіи гибридовъ перваго поколѣнія пыльцой одного изъ родителей) характеризуются почти одинаковымъ съ пшеницей видовымъ составомъ паразитовъ. Линейная, бурая и желтая ржавчина, мучнистая роса и твердая головня съ пшеницы по нашимъ опытамъ могутъ въ большей или меньшей степени поражать наиболѣе близкіе генетически виды Aegilops (A. cylindrica).

Просо обыкновенное и просо куриное—Panicum milliaceum и P. crus galli генетически далеки другъ другу и не скрещиваются другъ съ другомъ; главный вредитель проса—головня Ustilago panici milliacei, по нашимъ опытамъ не заражаетъ Panicum crus galli; на этомъ видѣ паразитируетъ совершенно иная форма головни—Cintractia crus galli Magn.

Проведеніе параллелизма списковъ паразитовъ съ филогеніей растеній-хозяевъ затрудняется тѣмъ, что для большинства растеній нѣтъ еще сколько-нибудь полныхъ списковъ свойственныхъ имъ паразитовъ. Вниманіе микологовъ было направлено пока преимущественно въ сторону самихъ паразитовъ, безъ достаточнаго вниманія къ субстрату-хозяину.

Еще яснѣе выступаетъ параллелизмъ филогеніи растеній-хозяевъ и обособленія паразитовъ, если учитывать, кромѣ морфологическихъ видовъ грибовъ, также «біологическіе виды». Во многихъ случаяхъ нахожденіе одной и той же морфологической формы паразита на различныхъ

филогенетически удаленныхъ родахъ, уже служитъ указаніемъ на возможность существованія отдѣльныхъ біологическихъ видовъ гриба, свойственныхъ отдѣльнымъ родамъ растеній.

Много любопытныхъ фактовъ въ этой области открыто изслѣдованіями Ed. Fischer'a. Имъ и его школой въ Бернѣ открытъ рядъ фактовъ замѣчательнаго параллелизма систематическихъ группировокъ хозяевъ съ обособленіемъ паразитовъ на морфологическіе и біологическіе виды (54, 55). Такой параллелизмъ обнаруженъ у Puccinia pulsatillae Kalchbr., паразитирующей на секціяхъ родовъ Anemone и Atragene. Еще нагляднѣе онъ выраженъ, по изслѣдованіямъ Probst'a (144) у Puccinia hieracii. Эта ржавчина распадается на два подвида, различающихся положеніемъ проростковыхъ поръ на уредоспорахъ; одинъ подвидъ паразитируетъ на Piloselloideae, другой на Euhieracieae. Каждый изъ этихъ подвидовъ въ свою очередь разбивается на рядъ біологическихъ видовъ, которые въ цѣломъ совпадаютъ съ различными секціями Piloselloideae и Hieracieae.

Исходя изъ сходства реакцій, проявляемаго тѣми или другими видами по отношенію къ паразитическимъ грибамъ, изслѣдователь въ области экспериментальной генетики можетъ воспользоваться имъ какъ индикаторомъ на родство, а слѣдовательно въ нѣкоторыхъ случаяхъ и на возможность скрещиванія и полученія гибридовъ между такими растеніями. Одна изъ очередныхъ задачъ въ генетикѣ—выйти въ опытахъ гибридизаціи за предѣлы видовъ и даже родовъ; при синтезѣ новыхъ формъ такія отдаленныя скрещиванія обѣщаютъ дать особенно интересные результаты, какъ показываютъ немногія удачныя скрещиванія въ этомъ направленіи (съ различными видами сливъ, гвоздики, львинаго зѣва). Грибные паразиты, будучи въ разной степени спеціализованы по хозяевамъ, представляютъ градацію реактивовъ разной чувствительности. Одни изъ нихъ, какъ мучнистая роса и листовые виды ржавчины у пшеницы ясно реагируютъ на видовыя различія, желтая ржавчина чувствительна даже къ небольшимъ расовымъ различіямъ въ предѣлахъ вида; другіе паразиты, какъ пыльная и твердая головня, не различаютъ виды, а только роды; спорынья (ржаная форма) представляетъ еще болѣе грубый реактивъ, не различая даже крупныхъ родовыхъ особенностей, но все же, будучи ограничена извѣстнымъ числомъ родовъ злаковъ. Такимъ образомъ мы имѣемъ въ своемъ распоряженіи какъ бы серію реактивовъ разной чувствительности, пользуясь которыми можно обнаружить интересныя генетическія связи для гибридизаціи, либо другихъ практическихъ цѣлей.

Критическія замѣчанія Ed. Fischer'a по поводу примѣненія паразитовъ въ качествѣ реактивовъ на родство хозяевъ.

Ed. Fischer въ замѣткѣ (53) относительно статьи зоолога Fahrenholz'a о связи распредѣленія экто-паразитовъ съ филогенезомъ хозяевъ (48) и въ рецензіи о нашей работѣ (Zeitschrift f. Botanik, 1914) указываетъ на необходимость быть осторожнымъ въ примѣненіи паразитовъ въ качествѣ реактивовъ для выясненія родства организмовъ, ссылаясь на случаи отсутствія какой-либо правильности въ распредѣленіи по хозяевамъ

нѣкоторыхъ видовъ разно-хозяйственныхъ ржавчинъ. Къ такимъ случаямъ Фишеръ относитъ цитированные выше примѣры ржавчины Cronartium asclepiadeum, у которой эцидіальная стадія развивается на видахъ сосны, стадіи же уредо и телейто проявляютъ рѣзкую полифагію, заражая нѣсколько семействъ, генетически мало имѣющихъ общаго между собой, какъ Scrophulariaceae [1]) и Ranunculaceae. Еще болѣе рѣзкій примѣръ полифагіи (въ одной изъ стадій), безъ какой-либо связи съ филогенезомъ растеній, представляетъ Puccinia isiaceae, изученная В. А. Траншелемъ.

Указанія Фишера заслуживаютъ, конечно, вниманія, но приводимые имъ примѣры представляютъ рѣдкія исключенія среди подавляющаго числа совершенно противоположныхъ фактовъ. При оцѣнкѣ приводимыхъ Фишеромъ примѣровъ отклоненій отъ общихъ правильностей въ распредѣленіи паразитовъ по хозяевамъ у нѣкоторыхъ «разно-хозяйственныхъ» ржавчинъ необходимо отдѣлять группу разно-хозяйственныхъ паразитовъ отъ одно-хозяйственныхъ, у которыхъ параллелизмъ обособленія видовъ и родовъ и филогенеза растеній-хозяевъ проявляется болѣе опредѣленно, какъ и у одно хозяйственныхъ паразитовъ въ животномъ мірѣ. Наоборотъ, въ біологіи разно-хозяйственныхъ паразитическихъ грибовъ мы встрѣчаемся вообще съ рядомъ запутанныхъ и непонятныхъ явленій. Переходъ, напр., линейной ржавчины съ барбариса на злаки и въ то же время ясно выраженная спеціализація этого паразита по отдѣльнымъ родамъ и видамъ злаковъ въ стадіи уредо представляетъ одну изъ труднѣйшихъ физіологическихъ проблемъ, сущность которой пока остается совершенно непонятной. Самые грибы-полифаги, приводимые Фишеромъ, для иллюстраціи отступленій отъ общаго правила, всеядны только въ одной стадіи, въ другой они по общему правилу спеціализованы въ предѣлахъ одного рода растенія. Въ распредѣленіи по хозяевамъ такихъ полифаговъ, какъ Puccinia isiaceae и Cronartium asclepiadeum страннымъ является не только то, что эти виды заражаютъ совершенно различныя семейства растеній, но еще и тотъ фактъ, что будучи мало разборчивыми по отношенію къ разнымъ семействамъ, эти паразиты реагируютъ на видовыя различія, не заражая нѣкоторыхъ видовъ въ предѣлахъ семействъ и родовъ, на которыхъ они паразитируютъ (см. гл. 4-ую). Поэтому группа разно-хозяйственныхъ ржавчинъ еще подлежитъ всестороннему изслѣдованію въ смыслѣ біологическихъ и физіологическихъ измѣненій, претерпѣваемыхъ грибомъ при переходѣ изъ одной стадіи въ другую, и примѣры, приводимые Фишеромъ, не приходится обобщать.

Въ общемъ надо имѣть въ виду, какъ это указывалось выше по отношенію къ сравнительно-морфологическому и гибридологическому ме-

---

[1]) Изъ Scrophulariaceae, между прочимъ, при искусственномъ зараженіи поражался видъ Nemesia versicolar—африканскій видъ, т.-е. видъ, географически въ своемъ естественномъ распространеніи не встрѣчающійся съ Cronartium asclepiadeum.

тоду опредѣленія родства, что и методъ опредѣленія родства по паразитамъ не универсаленъ и наиболѣе цѣлесообразно при выясненіи филогенетическихъ вопросовъ по возможности пользоваться одновременно нѣсколькими методами взаимно другъ друга контролирующими, примѣромъ чему можетъ служить разобранный выше филогенезъ хлѣбныхъ злаковъ.

Иммунитетъ, какъ физіологическій признакъ въ систематикѣ культурныхъ растеній.

Вниманіе изслѣдователей въ систематикѣ культурныхъ растеній въ настоящее время обращено у самоопылителей на мелкія константныя «расы»; въ отношеніи перекрестноопылителей задача сводится къ выдѣленію существующихъ «типовъ» признаковъ въ предѣлахъ отдѣльныхъ видовъ культурныхъ растеній. Одна изъ самыхъ неотложныхъ задачъ прикладной ботаники—составленіе подробнаго описанія всѣхъ существующихъ формъ культурныхъ растеній, выполненіе которой пока находится въ начальной стадіи работы. Составленіе такого каталога необходимо какъ для изслѣдователя въ области экспериментальной генетики, такъ и для морфолога-ботаника и для сельскаго хозяина. При описаніи этихъ расъ должны приниматься во вниманіе не только морфологическіе признаки, какъ это было въ большинствѣ случаевъ до настоящаго времени, но и физіологическія различія формъ; само собой разумѣется, что указаніе на то или иное отношеніе расы къ грибнымъ паразитамъ является цѣннымъ признакомъ для характеристики растенія.

Узкая спеціализація многихъ паразитическихъ грибовъ и чувствительность ихъ къ сортовымъ различіямъ дѣлаютъ ихъ кромѣ того весьма полезными реактивами для распознаванія расъ. Выдѣленіе константныхъ формъ, какъ по опыту знаютъ систематики и селекціонеры, является нерѣдко дѣломъ труднымъ и всякій лишній критерій при выдѣленіи сорта въ самостоятельную ботаническую расу цѣненъ для систематика. Знаніе различій въ степени воспріимчивости, какъ признака физіологическаго, усугубляется при этомъ тѣмъ, что даже нерѣзкія физіологическія различія очень часто сопровождаются тѣми или иными морфологическими особенностями, которыя сами по себѣ мало замѣтны и могутъ быть упущены при описаніи расы. Различія въ поведеніи по отношенію къ паразитамъ заставляютъ обратить вниманіе на растеніе и позволяютъ обнаружить и другія доказательства его особенности. Въ отношеніи такихъ растеній, какъ пшеница, грибныя реакціи въ особенности полезны, такъ какъ въ распоряженіи систематика имѣется нѣсколько чувствительныхъ реактивовъ: мучнистая роса, бурая ржавчина, желтая ржавчина. Если одинъ реактивъ недостаточно чувствителенъ, чтобы обнаружить расовыя особенности, можно воспользоваться другимъ и третьимъ.

Въ таблицахъ, приведенныхъ въ 4-ой главѣ, можно видѣть на овсахъ и пшеницахъ (см. напр., разновидности: Avena diffusa var. brunnea, var. cinerea, var. montana, Triticum dicoccum var. farrum, var. rufum и др.) какъ, пользуясь иммунитетомъ, можно рѣшать вопросы о числѣ расъ въ предѣлахъ разновидности, о группировкѣ расъ и т. д. (см. Матеріалы).

ГЛАВА VI.

Наслѣдственность иммунитета при гибридизаціи.

Въ природѣ иммунитетъ къ инфекціоннымъ болѣзнямъ рѣдко связанъ съ другими качествами, требуемыми селекціонеромъ отъ сорта культурнаго растенія. Такія сочетанія являются скорѣе рѣдкимъ исключеніемъ, чѣмъ правиломъ. Многіе иммунные сорта, какъ однозерянки, западно-европейскіе эммеры, исключительно стойкіе къ головнѣ виды овса A. strigosa и A. brevis, иммунныя американскія виноградныя лозы, устойчивые сорта розъ и т. д., несмотря на иммунитетъ, вытѣснены въ культурѣ сортами, воспріимчивыми къ грибнымъ паразитамъ, но зато болѣе цѣнными въ другихъ отношеніяхъ.

Широкія возможности для искусственнаго сочетанія въ одномъ и томъ же сортѣ иммунитета съ другими качествами, требуемыми отъ воздѣлываемыхъ растеній, даетъ методъ гибридизаціи, научно разработанный Менделемъ и его послѣдователями.

Первыя попытки полученія путемъ скрещиванія сочетанія иммунитета къ ржавчинѣ съ другими качествами относятся еще къ до-менделевскому періоду. Первымъ началъ изслѣдованія въ этомъ направленіи знаменитый англійскій физіологъ-селекціонеръ Найтъ (T. A. Knight). Полученные имъ въ началѣ 19-го столѣтія гибриды пшеницъ, устойчивые къ ржавчинѣ оказались однако неконстантными, такъ какъ тогда еще не знали какъ выдѣлять гомозиготныя константныя формы въ потомствѣ гибридовъ.

Болѣе удачна въ этомъ отношеніи работа другого англійскаго селекціонера конца 19-го вѣка W. Farrer'a.

Наблюденія Фаррера въ Австраліи въ теченіе многихъ лѣтъ надъ одними и тѣми же сортами пшеницы установили опредѣленно унаслѣдуемость сортовыхъ различій по иммунитету къ бурой ржавчинѣ. Широко примѣняя методъ гибридизаціи для выведенія новыхъ сортовъ пшеницы, пригодныхъ для культуры въ Австраліи, Фарреръ вывелъ рядъ сортовъ, устойчивыхъ къ бурой ржавчинѣ и въ то же время отличающихся высокой продуктивностью и хорошимъ зерномъ. Сорта, выведенные Фарреромъ, до настоящаго времени пользуются широкимъ распространеніемъ въ Австраліи и въ другихъ англійскихъ колоніяхъ [1]). Фарреру, какъ и огром-

[1]) Report of the British Association for the Advancement of Science. Australia. 1914.

ному большинству изслѣдователей того времени, осталась совершенно неизвѣстной работа Менделя, опубликованная въ 1865 году; въ его работахъ нѣтъ обычнаго для современныхъ изслѣдованій подробнаго анализа гибридовъ 2-го и 3-го поколѣній, не приведено числовыхъ отношеній иммунныхъ растеній къ пораженнымъ и намъ извѣстенъ изъ нихъ только конечный фактъ удачнаго сочетанія иммунитета къ бурой ржавчинѣ съ другими свойствами, цѣнными для селекціонера (49) [1]).

Послѣ новаго открытія въ 1900 году менделевскихъ закономѣрностей въ явленіяхъ гибридизаціи и установленія принципа независимости признаковъ при расщепленіи гибридовъ во второмъ поколѣніи явилось желаніе провѣрить менделевскія правила въ отношеніи иммунитета къ инфекціоннымъ заболѣваніямъ, какъ сортового признака. Въ 1905 г. кэмбриджскій ботаникъ Biffen (13) впервые сообщаетъ результаты своихъ опытовъ скрещиванія устойчивыхъ и неустойчивыхъ по отношенію къ желтой ржавчинѣ сортовъ пшеницы и доказываетъ, что и иммунитетъ, какъ другіе физіологическіе и морфологическіе признаки, подчиняется менделевскимъ правильностямъ. Эти данныя позднѣе были дополнены имъ указаніями на приложимость менделевскихъ правилъ и къ иммунитету сортовъ ячменя по отношенію къ мучнистой росѣ.

Результаты своихъ опытовъ въ 1907 году Биффенъ свелъ къ слѣдующимъ положеніямъ: «При скрещиваніи устойчивыхъ и воспріимчивыхъ расъ первое поколѣніе гибридовъ является воспріимчивымъ къ грибу. Предоставленное самоопыленію это воспріимчивое поколѣніе даетъ въ слѣдующемъ второмъ поколѣніи, какъ устойчивыя, такъ и неустойчивыя растенія въ отношеніи 1 : 3. Степень воспріимчивости при этомъ варьируетъ.

Въ тѣхъ случаяхъ, когда оба родителя различаются только въ степени воспріимчивости, гибридъ перваго поколѣнія походитъ на болѣе воспріимчивую родительскую форму. Среди потомства этого гибрида обѣ степени воспріимчивости проявляются въ обычной менделевской пропорціи: одно слабо пораженное растеніе на три сильно пораженныхъ. Устойчивыя формы остаются константными въ своемъ иммунитетѣ и въ послѣдующихъ поколѣніяхъ.

Иммунитетъ не зависитъ отъ какихъ-либо замѣтныхъ морфологическихъ признаковъ, и практически возможно созданіе расъ, морфологически сходныхъ, но различающихся по воспріимчивости къ какому-либо опредѣленному паразитическому грибу» (14, стр. 128).

Характерной особенностью опытовъ Биффена является установленіе простой схемы процесса расщепленія, соотвѣтствующей простѣйшему случаю моногибридовъ, когда признакъ обусловленъ одной независимой наслѣдственной геной. Такъ, въ одномъ изъ описываемыхъ Биффеномъ

---

[1]) Въ «Очеркѣ современнаго состоянія ученія объ иммунитетѣ хлѣбныхъ злаковъ къ грибнымъ заболѣваніямъ», 1913, дана нѣсколько неправильная оцѣнка работъ Фаррера, которыя мы знали тогда не въ подлинникахъ, а лишь по отзывамъ Biffen'a (14, стр. 127) и Evans'a (47, стр. 98).

скрещиваній устойчивой къ желтой ржавчинѣ пшеницы American Club (T. compactum) съ сильно поражаемой Michigan Bronze (T. vulgare) общее число иммунныхъ растеній во второмъ поколѣніи, по подсчету Биффена, оказалось 528; воспріимчивыхъ — 1609; т.-е. совершенно совпало съ теоретическимъ отношеніемъ у моногибридовъ.

Изслѣдованія Nilsson-Ehle.

Къ нѣсколько инымъ выводамъ пришелъ другой изслѣдователь въ этой области H. Nilsson-Ehle, работавшій такъ же какъ и Биффенъ, съ наслѣдственностью иммунитета къ желтой ржавчинѣ, но съ другими сортами пшеницы. Въ общихъ чертахъ изслѣдованія Нильсона-Эле прежде всего подтвердили основное положеніе Биффена, что иммунитетъ къ желтой ржавчинѣ подчиняется менделевскимъ правильностямъ при скрещиваніи, т.-е. установили также фактъ расщепленія по иммунитету во второмъ поколѣніи и независимость иммунитета въ процессѣ расщепленія отъ другихъ признаковъ.

Главная особенность опытовъ Нильсона-Эле заключается въ томъ, что, по его наблюденіямъ, иммунитетъ является не простымъ признакомъ, обусловливаемымъ одной геной или однимъ наслѣдственнымъ детерминантомъ, какъ утверждаетъ Биффенъ, но обусловливается нѣсколькими генами и ведетъ себя въ процессѣ расщепленія по типу такъ называемыхъ полимерныхъ признаковъ (по терминологіи Арнольда Ланга) [1]). Вмѣсто простыхъ отношеній Биффена для второго поколѣнія гибридовъ—3 : 1 или 1 : 2 : 1, во многихъ скрещиваніяхъ Нильсона-Эле, наряду съ растеніями, напоминавшими по степени воспріимчивости исходныя родительскія формы или занимавшими между ними промежуточное мѣсто, наблюдалось появленіе особей, замѣтно болѣе воспріимчивыхъ или обратно болѣе стойкихъ къ желтой ржавчинѣ по сравненію съ родителями. Явленіе это обнаружилось въ совершенно ясной формѣ, такъ какъ Нильсонъ-Эле велъ свои наблюденія главнымъ образомъ на 3-мъ и 4-мъ поколѣніяхъ гибридовъ, въ которыхъ различія въ поражаемости можно было провѣрять не на одиночныхъ растеніяхъ, какъ во второмъ поколѣніи, а на цѣлыхъ семьяхъ, на большихъ дѣлянкахъ.

Самыя числовыя отношенія при скрещиваніи иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ оказались въ опытахъ Свалёфской станціи столь далекими отъ простыхъ отношеній Биффена, что Нильсону-Эле не удалось выяснить числа факторовъ (генъ), опредѣляющихъ свойство иммунитета и воспріимчивости.

Установленіе числовыхъ правильностей затруднено было еще и тѣмъ обстоятельствомъ, что вмѣсто простого доминированія воспріимчивости къ ржавчинѣ надъ устойчивостью, у Нильсона-Эле первое поколѣніе занимало часто промежуточное мѣсто между обоими родителями, а въ нѣкоторыхъ скрещиваніяхъ явно доминировалъ иммунитетъ.

[1]) Arnold Lang. Fortgesetzte Vererbungsstudien. Zeitschr. f. inductive Abstammungs—und Vererbungslehre. Bd. 5. 1911, стр. 111—114.

4 3 2 1 0

Фот. 4. Различія въ степени поражаемости мучнистой росой—Erysiphe graminis D. C. отдѣльныхъ растеній 2-го поколѣнія (F_2) гибрида Triticum persicum № 173× T. turgidum var. lusitanicum Ecke. № 3326 при одинаковыхъ условіяхъ зараженія въ вегетаціонномъ домикѣ. Наблюдалось какъ появленіе сильно пораженныхъ растеній, напоминавшихъ въ этомъ отношеніи № 3326, такъ и абсолютно устойчивыхъ растеній какъ № 173. Эта же таблица иллюстрируетъ шкалу отмѣтокъ поражаемости мучнистой росой. Сфотографированы листья 2-го яруса, считая сверху.

Въ общемъ, изслѣдованія Нильсона-Эле указываютъ на большую сложность генетической природы иммунитета, чѣмъ можно было предполагать на основаніи данныхъ Биффена.

Различіе данныхъ Биффена и Нильсона-Эле представляется весьма существеннымъ и врядъ ли оно объясняется только различіемъ сортовъ, съ которыми работали изслѣдователи. Данныя Нильсона-Эле болѣе убѣдительны, такъ какъ процессъ расщепленія Биффеномъ изслѣдовался главнымъ образомъ на второмъ поколѣніи, гдѣ приходится устанавливать отношенія на отдѣльныхъ растеніяхъ, что затруднительно, особенно въ полевыхъ условіяхъ, въ виду неравномѣрности зараженія, устранить которое почти невозможно даже при искусственномъ зараженіи, къ которому Биффенъ не прибѣгалъ. Не исключая возможности отношеній, близкихъ къ 3 : 1 и 1 : 2 : 1, числовыя отношенія, приводимыя Биффеномъ, представляются слишкомъ схематичными, тѣмъ болѣе, что Биффенъ не останавливается подробно на самой шкалѣ отмѣтокъ степени поражаемости, которой онъ придерживался.

Въ особенности сомнительны простыя числовыя отношенія во второмъ поколѣніи для между-видовыхъ гибридовъ пшеницы, напр., въ скрещиваніяхъ T. vulgare×T. turgidum, T. vulgare×T. polonicum, T. vulgare×T. dicoccum, такъ какъ вообще у подобнаго рода скрещиваній процессъ расщепленія по всѣмъ признакамъ, даже болѣе простымъ, чѣмъ иммунитетъ, какъ окраска, опушенность и т. п., идетъ довольно сложно и съ трудомъ укладывается въ простыя менделевскія схемы. Кромѣ того, числовыя отношенія не могли быть простыми въ этихъ скрещиваніяхъ уже по одному тому, что при скрещиваніи T. vulgare съ такими видами, какъ T. turgidum, T. polonicum, T. durum, T. dicoccum, какъ правило, проявляется частичное безплодіе цвѣтовъ въ первомъ и во второмъ поколѣніяхъ, обстоятельство, очевидно упущенное Биффеномъ, такъ какъ оно одно, вызывая выпаденіе части растеній изъ учета, запутываетъ числовыя отношенія.

Результаты изслѣдованій Нильсона-Эле заслуживаютъ особаго вниманія и потому, что они, какъ увидимъ ниже, являются типичными и для другихъ скрещиваній подобнаго рода, для другихъ растеній и въ отношеніи другихъ паразитическихъ грибовъ и стоятъ въ полномъ соотвѣтствіи съ сложной физіологической природой иммунитета.

Опыты скрещиванія устойчивыхъ къ мучнистой росѣ пшеницъ съ воспріимчивыми сортами.

Въ теченіе 1911—1918 гг. нами было изслѣдовано въ отношеніи къ мучнистой росѣ—Erysiphe graminis нѣсколько скрещиваній между абсолютно устойчивой къ этому грибу «Персидской пшеницей» и другими восемью видами пшеницы, въ большей или меньшей степени воспріимчивыми къ мучнистой росѣ. Опыты велись въ вегетаціонномъ домикѣ, гдѣ обыкновенно пшеница сильно поражается этимъ грибомъ;

для равномѣрности зараженія растенія, кромѣ того, искусственно заражались конидіями гриба и сосуды съ растеніями размѣщались такимъ образомъ, чтобы незараженныя растенія стояли рядомъ съ пораженными.

Наблюденія надъ первымъ и вторымъ поколѣніемъ гибридовъ обнаружили, что иммунитетъ во всѣхъ этихъ скрещиваніяхъ опредѣленно д о м и н и р о в а л ъ надъ воспріимчивостью. Первое поколѣніе въ нѣкоторыхъ скрещиваніяхъ съ обыкновенными мягкими и карликовыми пшеницами и съ T. durum var. hordeiforme въ слабой степени заражалось къ концу вегетаціи, явно приближаясь все же по стойкости къ иммунному родителю. Въ другихъ скрещиваніяхъ, напр. съ расами T. dicoccum, первое поколѣніе было совершенно иммуннымъ, какъ «Персидская пшеница». Во второмъ поколѣніи во всѣхъ случаяхъ численно опредѣленно преобладали устойчивыя растенія.

Такъ, доминирующимъ иммунитетъ къ мучнистой росѣ оказался въ слѣдующихъ скрещиваніяхъ, гдѣ «Персидская пшеница» была материнскимъ растеніемъ:

1) «Персидская пшеница» × T. vulgare var. lutescens Al.
2) » » × T. vulgare var. erythrospermum Kcke.
3) » » × T. vulgare var. ferrugineum Al.
4) » » × T. compactum var. creticum Mazz.
5) » » × T. turgidum var. lusitanicum Kcke.
6) » » × T. durum var. hordeiforme Host.
7) » » × T. durum var. affine Kcke.
8) » » × T. Spelta var. coeruleum Al.
9) » » × T. polonicum var. villosum Desv.
10) » » × T. dicoccum var. picnurum Al.
11) » » × T. diccoccum var. farrum Bayle.
12) » » × T. monococcum var. flavescens Kcke.
13) » » × T. monococcum var. vulgare Kcke.

Также вели себя и обратныя скрещиванія, гдѣ «Персидская пшеница» служила отцовскимъ растеніемъ.

Процессъ расщепленія во второмъ поколѣніи въ этихъ скрещиваніяхъ шелъ гораздо сложнѣе, чѣмъ у Биффена.

1) Такъ, при скрещиваніи съ англійской пшеницей—T. turgidum var. lusitanicum Kcke. No. 3326, сильно поражаемой мучнистой росой, въ вегетаціонномъ домикѣ 2-е поколѣніе вело себя слѣдующимъ образомъ. Всего было изслѣдовано 197 растеній. Отмѣтки пораженности ставились по принятой нами 4-хъ бальной шкалѣ (см. гл. 1-ую), обозначая цифрой—4 максимальную пораженность растеній.

Максимальныя отмѣтки степени пораженности растеній F_2.	Число растеній F_2 съ такою отмѣткою.
0	113
1	25
2	25
3	21
4	15

Персидская пшеница при тѣхъ же условіяхъ осталась совершенно не пораженной (отмѣтка—0); T. turgidum var. lusitanicum имѣла отмѣтку поражаемости—4.

2) Въ скрещиваніи съ твердой пшеницей—T. durum var. hordeiforme Host. № V во второмъ поколѣніи было:

Съ отмѣткой пораженности.	Число растеній.
0	63
1	16
2	19
3	5

Родительская форма—T. durum var. hordeiforme Host имѣла отмѣтку—3.

3) Въ скрещиваніи съ польской пшеницей—T. polonicum var. nigrobarbatum Desv. № 3331 во второмъ поколѣніи гибридовъ наблюдались слѣдующія отношенія:

Съ отмѣткой пораженности.	Число растеній.
0	38
1	12
2	13
3	7
4	4

T. polonicum № 3331 имѣла отмѣтку пораженности—4.

4) Въ скрещиваніи съ карликовой пшеницей—T. compactum var. creticum Mazz. № 2840 во второмъ поколѣніи были слѣдующія отношенія:

Съ отмѣткой пораженности.	Число растеній:[1])
0	18
1	1
2	2
3	4
4	1

Персидская пшеница имѣла отмѣтку поражаемости—0.

T. compactum № 2840 имѣла отмѣтку поражаемости—3.

5) Въ скрещиваніи Персидской пшеницы съ западно-европейскимъ эммеромъ—T. dicoccum var. picturum Al. № 2841 во второмъ поколѣніи гибридовъ наблюдались слѣдующія отношенія:

Съ отмѣткой поражаемости.	Число растеній:
0	97
1	7
2	1
3	2

[1]) Число растеній во второмъ поколѣніи этого скрещиванія было мало, благодаря рѣзко выраженному безплодію большей части цвѣтовъ въ колосьяхъ перваго поколѣнія.

Родительская форма—T. dicoccum № 2841 имѣла отмѣтку поражаемости—1.

Во всѣхъ этихъ пяти скрещиваніяхъ наблюдалось ясное расщепленіе по иммунитету: во второмъ поколѣніи появились, какъ воспріимчивыя, такъ и совершенно иммунныя растенія, но числовыя отношенія всѣхъ этихъ скрещиваній далеки отъ простыхъ менделевскихъ отношеній 1 : 3 и 1 : 2 : 1; число иммунныхъ растеній значительно больше, чѣмъ должно было бы быть при простыхъ отношеніяхъ; и для пониманія ихъ приходится допустить существованіе нѣсколькихъ наслѣдственныхъ факторовъ, опредѣляющихъ свойство иммунитета къ мучнистой росѣ.

Въ послѣднихъ двухъ скрещиваніяхъ, наряду съ растеніями, занимавшими промежуточное мѣсто по воспріимчивости между родительскими формами, во второмъ поколѣніи обнаружились растенія, по степени поражаемости превосходившія воспріимчивую родительскую форму.

Появленіе такихъ гибридныхъ растеній съ повышенной воспріимчивостью наблюдалось также при скрещиваніи той же Персидской пшеницы съ T. vulgare var. lutescens Al. № 132 по отношенію къ желтой ржавчинѣ. Оба сорта характеризуются устойчивостью къ желтой ржавчинѣ. При оптимальныхъ условіяхъ зараженія въ полевыхъ условіяхъ въ Англіи отмѣтки поражаемости для того и другого сорта не превышали—2. При тѣхъ же условіяхъ второе поколѣніе вело себя слѣдующимъ образомъ:

Съ отмѣткой поражаемости желтой ржавчиной.	Число растеній.
0	24
1	7
2	36
3	3
4	2

Т.-е. пять растеній изъ общаго числа 71 оказались значительно болѣе воспріимчивы, чѣмъ обѣ родительскія формы.

Большую роль въ опредѣленіи характера расщепленія по иммунитету къ паразитическимъ грибамъ и поведенія перваго поколѣнія повидимому, играетъ индивидуальность сорта. Такъ во всѣхъ нашихъ скрещиваніяхъ съ Персидской пшеницей иммунитетъ къ мучнистой росѣ былъ доминирующимъ признакомъ, въ скрещиваніи же иммуннаго эммера T. dicoccum var. picturum Al. съ мягкой пшеницей T. vulgare var. lutescens Al. № 2382 иммунитетъ оказался рецессивнымъ признакомъ.

Доминированіе иммунитета надъ воспріимчивостью констатировано и по отношенію къ другимъ заболѣваніямъ. Такъ Orton отмѣчаетъ доминированіе иммунитета по отношенію къ Fusarium vasinfectum Atk. у сортовъ хлопчатника и по отношенію къ Fusarium tracheiphilum Erw. Sm. у сортовъ коровьяго гороха (Vigna unguiculata) (138). Salaman наблюдалъ

доминированіе иммунитета къ Phytophtora infestans у сѣянцевъ Solanum tuberosum (158). Heribert Nilsson у картофеля (134). Rasmuson (146) констатировалъ доминированіе иммунитета къ Plasmopara viticola на гибридахъ американскихъ и европейскихъ сортовъ винограда. Повидимому, доминируетъ иммунитетъ и при скрещиваніи Sorbus Aria съ S. aucuparia, изъ которыхъ первый видъ сильно воспріимчивъ къ ржавчинѣ Gymnosporangium tremeloides, второй абсолютно устойчивъ (Fischer, 56).

Появленіе въ потомствѣ гибридовъ растеній болѣе воспріимчивыхъ и менѣе воспріимчивыхъ, чѣмъ исходныя родительскія формы, отмѣчено также Фаррероmъ (49) по отношенію къ бурой ржавчинѣ и Evans'омъ по отношенію къ линейной ржавчинѣ (47).

Факты эти, помимо того что свидѣтельствуютъ объ участіи нѣсколькихъ наслѣдственныхъ факторовъ въ опредѣленіи иммунитета и воспріимчивости, любопытны и въ томъ смыслѣ, что бросаютъ немного свѣта на самое происхожденіе иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ.

Самый фактъ расщепленія по иммунитету при скрещиваніи иммунныхъ и воспріимчивыхъ расъ, который главнымъ образомъ опредѣляетъ подчиненность этого признака общимъ закономѣрностямъ менделевской наслѣдственности, установленъ у всѣхъ изслѣдованныхъ до настоящаго времени растеній и по отношенію къ различнымъ паразитическимъ грибамъ. Насколько намъ извѣстно, только въ одной работѣ Stuckey (182) съ томатами, при скрещиваніи сорта Red Cherry, устойчиваго къ цвѣточной гнили (blossom endrot), съ воспріимчивымъ сортомъ Greater Baltimore, какъ первое такъ и второе поколѣнія оказались устойчивыми и не наблюдалось расщепленія. Опытъ требуетъ повторенія и на большомъ числѣ растеній. Если бы онъ подтвердился—это былъ бы рѣдкій случай необычной наслѣдственности.

Какъ и въ опытахъ Биффена при нашихъ опытахъ скрещиванія на иммунитетъ къ мучнистой росѣ во второмъ поколѣніи иммунными оказались растенія съ морфологическими признаками воспріимчиваго родителя, т.-е. иммунитетъ, какъ и слѣдовало ожидать, не зависилъ при унаслѣдованіи отъ такихъ признаковъ, какъ остистость, окраска и опушеніе колоса, форма листвы и т. п.

Но самая независимость иммунитета отъ другихъ признаковъ, устанавливаемая какъ нашими, такъ и другими опытами гибридизаціи, не можетъ быть принята въ категорической формѣ. Иммунитетъ дѣйствительно не связанъ у пшеницъ напр., съ остистостью, окраской колоса, зерна и т. п. признаками, которые обыкновенно учитываются въ процессѣ расщепленія, но изъ этого не слѣдуетъ, что онъ не связанъ съ остальнымъ комплексомъ специфическихъ особенностей такихъ видовъ, какъ T. durum, T. monococcum и т. д. За такую спаянность иммунитета говорятъ опредѣленно многочисленные факты связи иммунитета съ генетическими группировками сортовъ. Съ какими свойствами связанъ физіологическій иммунитетъ при гибридной наслѣдственности, остается невыясненнымъ, но

существованіе такой связи представляется очень вѣроятнымъ. Самый фактъ связности признаковъ нисколько не противорѣчитъ менделевскимъ правиламъ; извѣстны напр., случаи когда одинъ менделирующій признакъ связанъ неразрывно съ другимъ въ процессѣ расщепленія (въ опытахъ Нильсона-Эле форма метелки у овса съ отсутствіемъ ligula, въ нашихъ опытахъ съ Персидской пшеницей связность окраски колоса съ опушеніемъ колосковыхъ и цвѣтковыхъ чешуй).

Практически же, какъ показываютъ всѣ опыты, вполнѣ возможно осуществить сочетаніе иммунитета съ рядомъ другихъ цѣнныхъ сортовыхъ свойствъ, какъ качество зерна, продуктивность и т. п., подтвержденіемъ чему служатъ иммунные сорта пшеницы, выведенные путемъ скрещиванія Фарреромъ, Нильсономъ-Эле, и Биффеномъ и цѣнные сорта хлопчатника и арбузовъ, полученные путемъ скрещиванія Ортономъ, иммунные къ Fusarium vasinfectum и F. niveum.

Иммунитетъ пшеницы къ спорыньѣ.

Въ стремленіи подчинить явленія иммунитета менделевскимъ правиламъ, авторы иногда слишкомъ схематизируютъ процессъ расщепленія и даютъ совершенно необоснованныя «факторіальныя» формулы для воспріимчивости и иммунитета.

Такъ Биффенъ во второй части его «Studies in the Inheritance of disease resistance», II (15) на основаніинаблюденій надъ поражаемостью сортовъ пшеницы и ея гибридовъ спорыньей—Claviceps purpurea Tul., пришелъ къ заключенію, что воспріимчивость къ спорыньѣ у пшеницы обусловливается двумя генами, одну изъ которыхъ несутъ сорта мягкой пшеницы—T. vulgare, другую англійскія пшеницы—T. turgidum (сортъ Rivet), при сліяніи же этихъ генъ у гибридовъ обнаруживается поражаемость спорыньей.

Основаніемъ для такого вывода послужили слѣдующія наблюденія. При скрещиваніи сортовъ мягкой пшеницы (Red King, Red Fife) съ Rivet (T. turgidum) во второмъ поколѣніи гибридовъ значительное число растеній (до 10%) у Биффена оказалось пораженнымъ спорыньей, то же было отмѣчено и для третьяго поколѣнія; при повторныхъ и обратныхъ скрещиваніяхъ наблюдалось то же, тогда какъ ни родительскія формы, ни гибриды различныхъ сортовъ мягкой пшеницы между собой, ни гибриды Rivet съ T. polonicum и T. dicoccum не обнаружили спорыньевыхъ рожковъ, несмотря на большое число изслѣдованныхъ растеній. У негибридныхъ растеній вообще, по наблюденіямъ Биффена, спорынья не развивается.

Отсюда, по его мнѣнію слѣдуетъ, что T. vulgare, какъ группа, несетъ только одинъ факторъ, обусловливающій воспріимчивость къ спорыньѣ, который самъ по себѣ недостаточенъ для развитія спорыньи, соединеніемъ же съ другимъ аналогичнымъ факторомъ сорта Rivet создается возможность для проявленія воспріимчивости. Виды—T. polonicum и T. dicoccum не имѣютъ спорыньевыхъ факторовъ.

Между тѣмъ эти факты, послужившіе основой для гипотезы Биффена,

объясняются гораздо проще и не имѣютъ никакого отношенія къ наслѣдственности и менделевскимъ схемамъ.

Прежде всего сомнительно, существуютъ ли вообще сорта пшеницы, иммунныя къ спорыньѣ, понимая иммунность какъ протоплазматическое свойство, не зависящее отъ случайностей зараженія. Опыты Stäger'a по спеціализаціи спорыньи (см. гл. 4-ую) свидѣтельствуютъ о малой разборчивости спорыньи не только къ отдѣльнымъ расамъ и видамъ, но даже къ родамъ злаковъ. Въ частности, намъ приходилось наблюдать склероціи спорыньи въ Петровско-Разумовскомъ на многихъ разновидностяхъ мягкой пшеницы, на T. durum, T. turgidum, T. dicoccum и T. monococcum. Предположенію Биффена объ устойчивости англійской пшеницы Rivet противорѣчатъ и наблюденія другихъ англійскихъ изслѣдователей. Въ старой книгѣ Edwin Sidney «Blights of the Wheat and their remedies (London 1846) сообщается, напр., о значительномъ пораженіи сорта Rivet и мягкой пшеницы спорыньей и приведенъ рисунокъ мягкой безостой пшеницы со склероціями спорыньи.

Во-вторыхъ, самый фактъ сильнаго пораженія гибридовъ T. vulgare и T. turgidum объясняется совершенно иначе. Это скрещиваніе представляетъ типичное отдаленное скрещиваніе, въ которомъ родительскія формы представлены различными ботаническими видами. Въ большинствѣ случаевъ въ подобныхъ скрещиваніяхъ проявляется въ болѣе или менѣе рѣзкой формѣ частичное безплодіе цвѣтовъ. Стерильныя же растенія въ періодъ цвѣтенія остаются очень долгое время съ открытыми пленками и хлѣбные злаки въ такихъ случаяхъ могутъ сильно поражаться спорыньей. Напр., стерильные гибриды пшеницы съ рожью или однозернянки съ мягкой пшеницей въ полѣ издали бросаются въ глаза по количеству склероцій спорыньи въ ихъ колосьяхъ. Что у Биффена поразились именно стерильныя растенія доказываетъ наблюденіе Rimpau [1]), которое опредѣленно говоритъ о появленіи во второмъ поколѣніи при скрещиваніи той же Rivet съ мягкой пшеницей (T. vulgare var. lutescens Al.) безплодныхъ растеній (стр. 54. 11—12). Отсутствіе же спорыньи въ скрещиваніяхъ T. turgidum съ T. polonicum и T. dicoccum весьма понятно, такъ какъ эти три вида стоятъ генетически весьма близко и при гибридизаціи не обнаруживаютъ безплодія цвѣтовъ. И такъ какъ пораженіе пшеницъ спорыньей вообще довольно рѣдко, въ силу сравнительно закрытаго цвѣтенія, то гибриды этихъ видовъ, какъ и негибридныя растенія остались у Биффена непораженными спорыньей.

Догадки Биффена о спорыньевыхъ факторахъ вызываютъ сомнѣнія еще и потому, что при допущеніи разъединенности «факторовъ спорыньи» у Rivet и T. vulgare, какъ это предполагаетъ Биффенъ, наибольшее пораженіе, казалось бы, должно происходить при сліяніи ихъ въ первомъ поколѣніи гибридовъ; въ дѣйствительности этого не наблюдалось.

---

[1]) Rimpau. Kreuzungsprodukte landwirtschaftlicher Kulturpflanzen, 1891, стр. 11—12.

Затрудненія въ примѣнительн. метода скрещиванія для практическихъ цѣлей.

Несмотря на широкія перспективы, открывшіяся генетическими изслѣдованіями послѣднихъ лѣтъ въ дѣлѣ созданія иммунныхъ сортовъ, не приходится упускать изъ виду рядъ серьезныхъ затрудненій, съ которыми можно встрѣтиться при использованіи метода гибридизаціи.

Первое изъ нихъ—невозможность скрещиванія между собой сортовъ, рѣзко различающихся по отношенію къ паразитическимъ заболѣваніямъ. Несмотря на многократныя попытки Московской Селекціонной станціи получить гибридовъ между сортами овса—Avena sativa, воспріимчивыми къ головнѣ, мучнистой росѣ и корончатой ржавчинѣ съ сортами A. strigosa и A. brevis, иммунными къ этимъ грибамъ, до сихъ поръ ихъ не удалось скрестить между собой, тогда какъ расы и виды культурныхъ и дикихъ овсовъ, менѣе рѣзко различающіяся по иммунитету, въ тѣхъ же условіяхъ скрещивались сравнительно легко. Практически совершенно иммунныя къ желтой и бурой ржавчинѣ однозерянки съ трудомъ скрещиваются съ другими воспріимчивыми или не столь устойчивыми пшеницами и при удачномъ скрещиваніи даютъ обыкновенно совершенно безплодное первое поколѣніе гибридовъ. Абсолютно иммунная къ мучнистой росѣ «Персидская пшеница» съ трудомъ скрещивается съ обыкновенными воспріимчивыми сортами мягкой пшеницы и даетъ во второмъ поколѣніи огромный процентъ совершенно или частично безплодныхъ растеній.

Общаго правила въ этомъ отношеніи нѣтъ; въ отдѣльныхъ случаяхъ могутъ скрещиваться между собою и разные роды растеній. Въ однихъ случаяхъ скрещиваніе совершенно не удается, какъ въ вышеприведенномъ случаѣ съ овсами, въ другихъ такое скрещиваніе сопровождается рѣзко выраженнымъ безплодіемъ перваго и послѣдующихъ поколѣній, какъ полнымъ, такъ и частичнымъ. Съ послѣднимъ приходится имѣть дѣло напр., при скрещиваніи обыкновенныхъ сортовъ мягкой пшеницы съ твердыми пшеницами и эммерами. Изъ предыдущей главы ясно, что трудность или обратно легкость скрещиванія иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ опредѣляется генетической дифференціаціей видовъ и расъ и обусловливается прежде всего тѣмъ, что рѣзкія различія по отношенію къ паразитическимъ грибамъ совпадаютъ съ генетической обособленностью сортовъ. Практически, напр. въ группѣ хлѣбныхъ злаковъ, чѣмъ глубже различія между сортами по иммунитету къ паразитамъ, тѣмъ труднѣе они скрещиваются между собою и наоборотъ, сорта нерѣзко различающіеся по иммунитету легко гибридизируютъ другъ съ другомъ.

Преодолѣть эти препятствія, если и возможно, то только широкимъ масштабомъ работы, скрещивая по возможности большое число растеній и увеличивая тѣмъ самымъ шансы на полученіе единичныхъ плодовитыхъ растеній. При большомъ числѣ растеній не лишено вѣроятности, что и въ первомъ поколѣніи гибридовъ, при отдаленномъ скрещиваніи, отдѣльные цвѣты въ соцвѣтіи дадутъ сѣмена (что, напр., наблюдалось нами при скрещиваніи однозернянокъ съ другими менѣе иммунными видами пшеницы). Опыляя безплодныя растенія перваго поколѣнія пыльцой одного изъ родителей, можно также вызвать развитіе сѣмянъ. Путемъ

такой сложной гибридизаціи удается получить напр., плодовитыхъ гибридовъ между пшеницей и видами Aegilops, между рожью и пшеницей. Въ случаѣ рѣзко выраженного частичного безплодія въ первомъ и послѣдующихъ поколѣніяхъ, опять-таки необходимо вести работу съ большимъ числомъ гибридовъ перваго поколѣнія, расчитывая на высокій процентъ браковки стерильныхъ растеній и на малую численную вѣроятность нахожденія растеній, обладающихъ иммунитетомъ и другими цѣнными качествами и въ то же время совершенно плодовитыхъ.

Но если даже скрещиваніе между сортами удалось, второе затрудненіе состоитъ въ самомъ выдѣленіи изъ потомства гибрида растеній, гомозиготныхъ одновременно и по иммунитету и по всѣмъ другимъ признакамъ, ради которыхъ ведется селекція. Изъ изложеннаго выше можно видѣть, что процессъ расщепленія, даже по одному свойству воспріимчивости, безотносительно къ другимъ признакамъ, имѣетъ сложный характеръ. Обычно же сорта, различающіеся по отношенію къ паразитамъ, различаются еще рядомъ физіологическихъ и морфологическихъ признаковъ, при чемъ обыкновенно, чѣмъ значительнѣе различія по степени иммунитета, тѣмъ большими различіями сопровождаются они и по другимъ признакамъ. Выдѣленіе растеній, гомозиготныхъ по всѣмъ признакамъ, представляющимъ желательную комбинацію свойствъ, представляетъ въ такомъ случаѣ немалыя затрудненія, такъ какъ изъ огромной массы растеній, изъ многихъ тысячъ второго поколѣнія только ничтожное число индивидуумовъ можетъ выявить такое генетическое сочетаніе свойствъ. Нахожденіе такихъ формъ въ потомствѣ гибрида требуетъ оперированія съ громаднымъ числомъ особей во второмъ поколѣніи, въ особенно сложныхъ случаяхъ оно достижимо только въ третьемъ и даже четвертомъ поколѣніяхъ. Особенно сложны и запутанны отношенія при скрещиваніи между собою разныхъ видовъ, процессъ расщепленія въ такихъ скрещиваніяхъ обычно далекъ отъ простыхъ менделевскихъ числовыхъ отношеній.

Еще больше затрудненій представляетъ полученіе гибридовъ одновременно иммунныхъ къ нѣсколькимъ заболѣваніямъ, облегченіемъ чему служатъ до нѣкоторой степени закономѣрности въ отношеніи одного и того же растенія къ разнымъ заболѣваніямъ (см. гл. 4-ую).

Наконецъ, практически одно изъ немалыхъ затрудненій при выведеніи иммунныхъ сортовъ составляетъ необходимость прибѣгать къ искусственному равномѣрному зараженію гибридовъ для провѣрки ихъ иммунитета, такъ какъ эпидеміи грибовъ наблюдаются не каждый годъ и распространеніе заразы въ естественныхъ условіяхъ рѣдко идетъ равномѣрно.

ГЛАВА VII.

Селекція иммунныхъ сортовъ и ея предѣлы.

Сортовой иммунитетъ къ паразитическимъ грибамъ проявляется нерѣдко съ поразительной очевидностью и, казалось бы, не должно быть никакихъ сомнѣній относительно цѣлесообразности отбора иммунныхъ расъ и практическаго значенія селекціи на иммунитетъ.

Скептицизмъ относительно селекціи иммунныхъ сортовъ.

Тѣмъ не менѣе, до настоящаго времени можно еще встрѣтить скептическое отношеніе къ селекціи иммунныхъ сортовъ и сомнѣнія въ существованіи устойчивыхъ сортовъ, высказываемыя притомъ такими авторитетными учеными, какъ С. Г. Навашинъ.

«...Трудно,—пишетъ С. Г. Навашин въ своемъ очеркѣ объ инфекціонныхъ болѣзняхъ растеній,—серьезно вѣрить въ возможность воспитанія или селекціи невосприимчивыхъ расъ хозяевъ, напр., ради борьбы съ болѣзнями у культурныхъ растеній: съ теченіемъ времени и такія расы могутъ обзавестись новымъ біологическимъ видоизмѣненіемъ существующаго на сродственныхъ растеніяхъ паразита» (130, стр. 8).

Взгляды Навашина, раздѣляемые R. Evans'омъ и, повидимому, Magnus'омъ, заслуживаютъ разсмотрѣнія, тѣмъ болѣе, что помимо данныхъ, приводимыхъ этими изслѣдователями, изъ микологической литературы можно привести и другіе факты, какъ будто, подкрѣпляющіе мнѣніе Навашина.

Скептицизмъ С. Г. Навашина основанъ, насколько можно судить по краткому общему очерку, на фактахъ чрезвычайной пластичности грибныхъ паразитовъ и необычайной ихъ приспособляемости къ хозяевамъ-растеніямъ. Объ этой пластичности свидѣтельствуютъ, по мнѣнію Навашина и Магнуса, многочисленные примѣры узкой спеціализаціи паразитовъ по родамъ и видамъ растеній, а также экспериментальныя данныя, полученныя Klebahn'омъ со ржавчиной—Puccinia Smilacearum-Digraphidis.

Этотъ видъ ржавчины въ природѣ является полифагомъ въ стадіи эцидій: эцидіо-генерація развивается на Convallaria majalis, Polygonatum multiflorum, Majanthemum bifolium и на Paris quadrifolia; въ уредотелейто генераціи онъ переходитъ на злакъ Phalaris arundinacea. Кромѣ этого вида, въ природѣ существуютъ еще два біологическихъ вида, также

развивающіе уредо и телейто стадіи на Phalaris arundinacea—Puccinia Convallariae-Digraphidis съ эцидіями на ландышѣ и P. Paridi-quadrifolia съ эцидіями на вороньемъ глазѣ. Съ цѣлью узнать, нельзя ли путемъ многократной культуры Puccinia Smilacearum-Digraphidis на одномъ изъ ея 4-хъ хозяевъ въ стадіи эцидій, измѣнить грибъ такимъ образомъ, чтобы онъ заражалъ только одинъ этотъ родъ и не заражалъ бы другіе три рода, Клебанъ въ теченіе 10 лѣтъ культивировалъ Puccinia Smilacearum-Digraphidis на соломоновой печати, заражая ежегодно спорами съ Phalaris arundinacea только Polygonatum multiflorum и обратно, перенося только съ этого послѣдняго вида споры на опытныя растенія Phalaris arundinacea. Результаты опытовъ подтвердили предположенія Клебана. Вирулентность гриба по отношенію къ другимъ тремъ родамъ значительно понизилась на 10-й годъ; зараженіе, хотя и происходило, но въ слабой степени, тогда какъ при тѣхъ же условіяхъ Polygonatum multiflorum сильно поражался этимъ грибомъ (99).

По мнѣнію Magnus'a (130), такимъ же образомъ, путемъ приспособленія и привычки, возникли всѣ узко спеціализованные виды и расы паразитическихъ грибовъ, которые Магнусъ предлагаетъ поэтому назвать «Gewohnheitsrassen»; никакихъ экспериментальныхъ данныхъ въ пользу такого мнѣнія, однако, кромѣ опыта Клебана, нѣтъ.

Доказательствомъ того, что паразитическіе грибы могутъ также расширять кругъ своей спеціализаціи, по мнѣнію Навашина, является переходъ завезенной изъ Чили въ Европу ржавчины—Puccinia malvacearum на европейскіе виды мальвъ и переходъ въ Европѣ Peridermium strobi, эцидіальной стадіи Cronartium ribicola, съ Pinus cembra на вывезенный изъ Америки видъ Веймутовой сосны—Pinus strobus; одновременно уредо и телейто споры этого гриба, развивавшіяся до того времени на обыкновенной смородинѣ, начали развиваться на американскомъ видѣ смородины—Ribes aureum. Магнусомъ (106) отмѣченъ въ Тиролѣ аналогичный фактъ перехода Chrysomyxa rhododendri de Bary съ европейскаго вида Picea excelsa на американскій видъ Picea pungens Engelm. var. glauca hort.

Въ пользу мнѣнія Навашина и Магнуса о способности паразитовъ измѣняться и приспособляться къ новымъ хозяевамъ, повидимому, свидѣтельствуетъ и такъ называемое явленіе «видовъ-мостовъ»—bridging species, установленное для Puccinia Symphyti Bromorum F. Müll., паразитирующей на разныхъ видахъ костра (Marshall Ward и Freeman), для P. graminis forma tritici (Freeman и Johnson), для Erysiphe graminis DC., паразитирующей на видахъ костра и у Sphaerotheca humuli, живущей на Alchemilla (Steiner). Явленіе это представляетъ примѣръ слабой зафиксированности біологическихъ видовъ грибовъ по хозяевамъ-растеніямъ и состоитъ въ томъ, что спеціализованный видъ гриба, пріуроченный къ нѣсколькимъ видамъ растеній, заражаетъ нѣкоторые изъ нихъ только послѣ пребыванія на опредѣленныхъ видахъ, служащихъ какъ бы «мостами» для перехода гриба съ болѣе воспріимчиваго на

менѣе воспріимчивый видъ; если споры брать съ другихъ видовъ, изъ числа хозяевъ, то зараженія такими спорами невоспріимчивыхъ видовъ не происходитъ. Такъ, въ опытахъ Salmon'a біологическій видъ Erysiphe graminis не переходилъ непосредственно съ Bromus racemosus на Bromus commutatus; если же заражался съ B. racemosus сначала видъ B. hordaceus, что удавалось легко, то тѣмъ же грибомъ съ B. hordaceus можно было заразить и B. commutatus [1]).

Въ пользу измѣняемости вирулентности грибныхъ паразитовъ говорятъ какъ будто и наблюденія Pole Evans'a въ Ю. Африкѣ надъ гибридами. Evans нашелъ, что уредоспоры линейной ржавчины, взятыя съ растеній, полученныхъ отъ скрещиванія иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ пшеницы (1-е поколѣніе), были въ состояніи заражать иммунную форму родителя, равно какъ и воспріимчивую форму, въ большей степени, чѣмъ споры, взятыя непосредственно съ воспріимчивой родительской формы. Т.-е. грибъ въ этомъ случаѣ какъ бы сталъ болѣе вирулентнымъ послѣ пребыванія на гибридныхъ растеніяхъ. Самъ Evans склоненъ проводить полную аналогію этого случая съ «видами-мостами» въ опытахъ Ward'a и Salmon'a (47).

Приведенные факты, иллюстрирующіе измѣнчивость паразитическихъ грибовъ и приспособляемость ихъ къ новымъ хозяевамъ, приходится имѣть въ виду при селекціи на иммунитетъ, но отъ этого еще далеко до признанія селекціи иммунныхъ сортовъ безнадежной.

Доказательства прочности сортового иммунитета.

На ряду съ немногими приведенными фактами измѣняемости реакцій паразитовъ въ отношеніи хозяевъ можно привести множество обратныхъ фактовъ въ доказательство стойкости и неизмѣняемости сортового иммунитета. Въ третьей главѣ мы привели достаточное число примѣровъ необычайной стойкости иммунитета при перенесеніи иммунныхъ сортовъ изъ одной страны въ другую съ совершенно отличными климатическими и почвенными условіями. Мы видѣли, какъ однозернянки, устойчивыя въ Европѣ къ разнымъ видамъ ржавчины, сохраняютъ свой иммунитетъ въ Индіи, въ С. Америкѣ, въ Африкѣ и въ Австраліи; опытныя данныя, приведенныя въ главѣ «Среда и иммунитетъ», свидѣтельствуютъ, что и при искусственномъ измѣненіи условій среды, условій питанія и испаренія, иммунитетъ растеній къ паразитическимъ грибамъ остается почти неизмѣннымъ.

Иммунитетъ сортовъ является постояннымъ и во времени. Продолжительность существованія многихъ иммунныхъ сортовъ насчитываетъ тысячелѣтія. Иммунныя однозернянки и эммеры являютъ собою примѣры древнѣйшихъ растеній, сохранившихся неизмѣнными десятки вѣковъ. Въ огромномъ количествѣ остатки однозернянокъ найдены въ раскопкахъ древней Трои; неотличимые по колосовымъ признакамъ

---

[1]) Подробнѣе см. въ нашемъ «Очеркѣ современнаго состоянія ученія объ иммунитетѣ хлѣбныхъ злаковъ» (1913).

отъ современныхъ формъ, сорта эммеровъ воздѣлывались во времена первыхъ династій фарооновъ и въ періодъ разцвѣта древней Вавилоніи. Несмотря на длинный рядъ вѣковъ существованія, эти сорта пшеницы сохранили свой иммунитетъ къ паразитическимъ грибамъ, хотя и произрастали рядомъ съ сильно поражаемыми, воспріимчивыми мягкими пшеницами, и грибные паразиты, несмотря на свою пластичность, не смогли приспособиться къ нимъ даже за столь долгій промежутокъ времени. Avena brevis и A. strigosa извѣстны въ культурѣ еще 300—400 лѣтъ тому назадъ; хорошія изображенія ихъ можно видѣть въ ботаническихъ сочиненіяхъ XVIII столѣтія, тѣмъ не менѣе до сего времени эти сорта остаются иммунными къ головнѣ, сильно поражающей другіе старые и новые сорта культурныхъ овсовъ и дикіе овсюги. Голые шестирядные ячмени, сравнительно устойчивые къ мучнистой росѣ, представляютъ древнѣйшія растенія, первыя свѣдѣнія о культурѣ которыхъ доходятъ до крайнихъ предѣловъ извѣстной намъ древности культуры растеній.

Огромное число сортовъ мягкихъ и твердыхъ пшеницъ, сортовъ овса, ячменя, розъ, яблонь, грушъ, иммунныхъ въ большей или меньшей степени къ различнымъ грибнымъ и бактеріальнымъ заболѣваніямъ, перечень которыхъ приведенъ въ 1-й главѣ, опредѣленно извѣстны въ культурѣ не менѣе пятидесяти—ста лѣтъ, срока вполнѣ достаточнаго, чтобы на немъ основывать практическую селекцію иммунныхъ сортовъ.

Даже въ отношеніи картофеля, растенія, которое какъ будто на глазахъ европейцевъ пріобрѣло цѣлый рядъ заболѣваній, будучи ввезено изъ Америки въ Европу, достовѣрно извѣстно, что иммунитетъ въ отношеніи картофельной болѣзни—Phytophtora infestans у сорта Magnum bonum удерживается прочно уже нѣсколько десятилѣтій. Устойчивыми къ картофельному раку—Synchytrium endobioticum являются многіе старые сорта, какъ Schoolmaster, Abundance, Conquest, Edzell Blue, Longworthy и другіе (200), извѣстные въ культурѣ около сорока лѣтъ.

Эти факты доказываютъ несостоятельность скептицизма въ отношеніи селекціи иммунныхъ сортовъ.

Съ другой стороны, далеко не безспорны и тѣ сравнительно немногія данныя, которыя приводятся въ защиту сильной измѣняемости грибныхъ паразитовъ и ихъ приспособляемости къ новымъ хозяевамъ.

Прежде всего, въ опытѣ Клебана съ Puccinia Smilacearum-Digraphidis отрицать самый фактъ ослабленія у этой ржавчины съ годами культуры на Polygonatum multiflorum способности заражать ландышъ, вороній глазъ и майникъ—нѣтъ никакихъ основаній, но понимать этотъ фактъ можно и иначе. Дѣло въ томъ, что Клебанъ работалъ не съ чистой линіей ржавчины (или клономъ). Не исключена возможность, что исходный матеріалъ для инфекціи у Клебана былъ представленъ смѣсью нѣсколькихъ расъ гриба, различавшихся по способности заражать эти растенія. Послѣ изслѣдованій Johanssen'a такое предположеніе является не только возможнымъ, но весьма вѣроятнымъ. Что такія расы могли существовать въ исходномъ матеріалѣ у Клебана, указываетъ

самый фактъ существованія въ природѣ біологическихъ видовъ P. Convallariae-Digraphidis и P. Paridis-Digraphidis, отличающихся отъ P. Smilacearum-Digraphidis только по способности заражать исключительно ландышъ и вороній глазъ. Если такъ, то въ результатѣ повторной культуры на соломоновой печати отобрались расы, преимущественно свойственныя этому растенію. Т.-е. въ данномъ случаѣ могло имѣть мѣсто не измѣненіе вирулентной способности паразита, а безсознательный отборъ экспериментаторомъ при помощи растенія опредѣленной расы или группы расъ, слабо заражающихъ ландышъ и вороній глазъ и приспособленныхъ главнымъ образомъ къ соломоновой печати.

Переходъ европейскихъ паразитовъ съ европейскихъ растеній-хозяевъ на американскіе виды и обратно американскихъ паразитовъ на европейскіе виды также не является опредѣленнымъ доводомъ въ пользу измѣняемости паразитовъ, такъ какъ такой переходъ могъ имѣть мѣсто и безъ измѣненія реакцій паразита, просто въ силу соотвѣтствія новаго хозяина паразиту, тѣмъ болѣе, что новые виды генетически стоятъ довольно близко къ растеніямъ, на которыхъ до того времени грибъ паразитировалъ; въ кругъ паразитизма отдѣльныхъ видовъ грибовъ обыкновенно входитъ не одинъ, а нѣсколько видовъ хозяевъ.

Соображенія Магнуса о возникновеніи спеціализованныхъ біологическихъ видовъ грибовъ путемъ активнаго приспособленія ихъ къ отдѣльнымъ хозяевамъ являются чисто спекулятивными и соотвѣтствуютъ ламаркистскимъ представленіямъ о процессѣ видообразованія въ природѣ. Прямыхъ доказательствъ въ пользу такого способа возникновенія біологическихъ видовъ нѣтъ. Процессъ возникновенія такихъ спеціализованныхъ формъ можно мыслить и иначе. И во всякомъ случаѣ для обоснованія ламаркистскихъ представленій необходимы экспериментальныя данныя, которыхъ пока не имѣется.

Противъ широкаго обобщенія явленія «видовъ-мостовъ»—bridging species въ смыслѣ доказательства измѣняемости реакціи паразитовъ подъ вліяніемъ растенія, говоритъ прежде всего то, что такихъ случаевъ «видовъ-мостовъ» пока констатировано весьма мало. Такъ, у видовъ ржавчины хлѣбныхъ злаковъ оно найдено только у Puccinia graminis f. tritici и не найдено ни у P. simplex, ни у P. triticina и P. glumarum, несмотря на спеціальные поиски въ этомъ направленіи (Biffen, Freeman, Johnson). Во-вторыхъ, противъ широкаго толкованія явленія «видовъ-мостовъ» свидѣтельствуютъ факты возможности воздѣлыванія въ теченіе десятковъ лѣтъ иммунныхъ сортовъ рядомъ съ воспріимчивыми, безъ потери первыми иммунитета, и въ-третьихъ, возможность полученія иммунныхъ сортовъ путемъ скрещиванія.

Кромѣ того, данныя о «видахъ-мостахъ» въ отношеніи Puccinia graminis f. tritici не убѣдительны, такъ какъ этотъ біологическій видъ, по всей вѣроятности, состоитъ изъ нѣсколькихъ расъ, различающихся по спеціализаціи, о чемъ свидѣтельствуютъ различія въ данныхъ по спеціализаціи, полученныхъ разными авторами. Такое предположеніе

является тѣмъ болѣе правдоподобнымъ, что Freeman'у и Johnson'у прямыми опытами удалось показать, что на одномъ и томъ же злакѣ могутъ жить по меньшей мѣрѣ два различныхъ вида Puccinia graminis, морфологически не различимые (60, стр. 75).

Вообще, какъ и опыты Клебана, данныя о «видахъ-мостахъ» не вполнѣ убѣдительны, такъ какъ неизвѣстно, представлялъ ли исходный инфекціонный матеріалъ одну расу или нѣсколько. Не лишено вѣроятности, что въ нѣкоторыхъ случаяхъ явленіе «видовъ-мостовъ» есть ничто иное, какъ результатъ безсознательнаго отбора различныхъ расъ при помощи разныхъ хозяевъ. Вопросъ этотъ можетъ быть рѣшенъ только путемъ чистыхъ культуръ грибовъ.

Выводы Evans'а относительно роли гибридовъ въ качествѣ передатчиковъ заразы съ воспріимчивыхъ формъ на иммунные не представляются убѣдительными; возможно и другое толкованіе факта, наблюденнаго Evans'омъ. Изъ данныхъ, сообщаемыхъ Evans'омъ, можно считать доказаннымъ только, что первое поколѣніе гибридовъ въ нѣкоторыхъ скрещиваніяхъ поражается сильнѣе, чѣмъ родительскія формы, что подтверждается и другими изслѣдователями (Nilsson-Ehle, Biffen и др.). Но большую инфекціонную способность уредоспоръ, взятыхъ съ гибридовъ, можно объяснить не увеличеніемъ вирулентной способности паразита въ результатѣ пребыванія на сильно воспріимчивыхъ гибридныхъ растеніяхъ, какъ это предполагаетъ Evans, а просто лучшими качествами инфекціоннаго матеріала съ сильно воспріимчиваго растенія, большей зрѣлостью, лучшимъ развитіемъ и большей всхожестью споръ. Самый фактъ зараженія спорами, взятыми съ гибрида, иммунныхъ родительскихъ формъ у Evans'а не кажется страннымъ, такъ какъ вообще, какъ мы видѣли выше по отношенію къ Puccinia graminis f. tritici, всѣ виды пшеницы, даже однозернянки въ большей или меньшей степени воспріимчивы: сильно устойчивыхъ пшеницъ, какія, напримѣръ, имѣются по отношенію къ бурой и желтой ржавчинѣ, совершенно нѣтъ, но особенно слабо выраженъ иммунитетъ къ линейной ржавчинѣ среди сортовъ мягкой пшеницы, съ которыми Evans какъ разъ и велъ свои наблюденія.

Отрицать категорически возможность измѣненія реакціи паразитовъ по отношенію къ растеніямъ-хозяевамъ, конечно, не приходится. Въ отдаленной перспективѣ вѣковъ, когда измѣнится расовый составъ паразитической флоры, возможно, что и нынѣ иммунныя однозернянки и эммеры окажутся сильно поражаемыми ржавчиной; мучнистая роса, не развивающаяся въ настоящее время на «Персидской пшеницѣ», выдѣлитъ расы гриба, сильно поражающія и эту нынѣ абсолютно иммунную пшеницу. Можетъ быть, черезъ сотни лѣтъ многіе иммунные въ настоящее время сорта окажутся воспріимчивыми, вслѣдствіе измѣненія вирулентныхъ свойствъ паразитовъ. Но, можетъ быть, этого и не случится, какъ не случилось за тысячи лѣтъ существованія эммеровъ и однозернянокъ.

Во всякомъ случаѣ, путь борьбы съ инфекціонными болѣзнями отборомъ устойчивыхъ сортовъ растеній, избранный селекціонеромъ и фитопатологомъ, можно считать вполнѣ надежнымъ и цѣлесообразнымъ, и нѣтъ серьезныхъ основаній сомнѣваться въ прочности иммунныхъ сортовъ.

Селекція на иммунитетъ.

Въ 4-ой главѣ мы подробно разобрали закономѣрности въ распредѣленіи физіологическаго иммунитета среди сортовъ; этими закономѣрностями и приходится руководиться въ первую очередь при селекціи на иммунитетъ.

Первое, что приходится рѣшать, приступая къ селекціи: возможно ли существованіе иммунныхъ расъ къ данному паразиту, имѣетъ ли селекція шансы на успѣхъ или обречена съ самаго начала на неуспѣхъ? Обычный взглядъ на нахожденіе устойчивыхъ сортовъ, какъ на счастливую случайность, неправиленъ и самое существованіе, или обратно, отсутствіе иммунныхъ сортовъ опредѣляется совершенно ясными закономѣрностями, зная которыя можно предвидѣть результаты самой селекціи.

Рѣшающимъ моментомъ при селекціи на иммунитетъ является индивидуальность паразита, въ отношеніи котораго требуется найти устойчивую расу, степень спеціализаціи его по видамъ и родамъ растеній-хозяевъ. Если паразитъ не различаетъ родовъ растеній, генетически далеко отстоящихъ другъ отъ друга, то въ большинствѣ случаевъ тщетными будутъ поиски иммунныхъ сортовъ. Наоборотъ, узкая спеціализація паразита, которую можно опредѣлить предварительными опытами, пріуроченность его къ одному или нѣсколькимъ родственнымъ видамъ позволяютъ заранѣе разсчитывать на успѣшность селекціи.

Второй моментъ при селекціи на иммунитетъ — индивидуальность исходныхъ сортовъ, большая или меньшая степень ихъ генетической дифференціаціи. Чѣмъ уже генетически исходный сортовый матеріалъ, чѣмъ однороднѣе физіологически и морфологически сорта, хотя бы ихъ было и очень много, тѣмъ меньше шансовъ на нахожденіе рѣзкихъ различій и по отношенію ихъ къ паразитамъ. Наиболѣе цѣлесообразно для успѣшности селекціи на иммунитетъ вести работу по возможности съ разнороднымъ генетически и географически, въ смыслѣ происхожденія, сортовымъ матеріаломъ. «Мѣстные» обыкновенные сорта весьма часто будутъ безнадежны въ смыслѣ нахожденія рѣзкихъ отклоненій по иммунитету. Основной питомникъ селекціонера, ведущаго селекцію на иммунитетъ, долженъ по возможности включать всѣ главные типы сортовъ, характеризующіе растеніе. Если нѣкоторые изъ этихъ типовъ сами по себѣ и не представятъ практическій интересъ, они могутъ быть иногда использованы въ качествѣ исходнаго матеріала для скрещиванія.

Селекціонеру приходится задумываться и надъ выведеніемъ сортовъ, одновременно иммунныхъ къ нѣсколькимъ паразитамъ. Созданіе сортовъ, иммунныхъ ко всѣмъ паразитамъ, является конечно невозможнымъ,

главнымъ образомъ потому, что каждое растеніе, наряду со спеціализованными паразитами, поражается еще и мало спеціализованными грибами, по отношенію къ которымъ не существуетъ сортового иммунитета; но сочетаніе въ одномъ и томъ же сортѣ иммунитета къ нѣсколькимъ спеціализованнымъ паразитамъ вполнѣ достижимо. Больше того, иммунитетъ къ нѣкоторымъ паразитическимъ грибамъ нерѣдко опредѣленно связанъ съ иммунитетомъ къ другимъ грибамъ съ одинаковой степенью спеціализаціи (см. гл. 4-ю), притомъ иногда (какъ у хлѣбныхъ злаковъ) въ такой очевидной формѣ, что, зная отношеніе сорта къ одному, двумъ паразитамъ, можно предугадать его отношеніе къ другимъ паразитамъ, степень спеціализаціи которыхъ извѣстна.

Знаніе біологіи паразитовъ и систематическое изученіе сортовъ и ихъ генетическихъ особенностей являются такимъ образомъ основной планомѣрной селекціи на иммунитетъ.

ЛИТЕРАТУРА.

1. Appel O. Disease Resistance in Plants. Science 1915, vol. 41, № 1065.
2. Atti Degli. Le Ossidasi nell'ingentilimento delle piante coltivate. Portici 1917.
3. — L'acidita dei succhi in alcuni vitigni e la loro resistenza alle malattie. Annali d. R. Scuola Sup. di Agricoltura di Portici. 1916.
4. Averna-Saccà. L'acidità dei succhi delle piante in rapporto alla resistenza contro gli attacchi dei parasiti. Le Staz. Sperimentali Agrarie Italiane, vol. 43, fasc. 2, 1910, Modena, стр. 185—209.
5. Bain, S. & Essary, S. Four years results in selection for a disease resistant clover. Science, 1910, стр. 756.
6. Barrus M. F. Variation of varieties of beans in their susceptibility to anthracnose. Phytopathology, vol. 1, № 6, 1911.
7. — An anthracnose-resistant red kidney bean. Phytopathology, vol. 5, № 6, 1915.
8. Bernard Noël. Annales des Sciences Naturelles. Botanique, Serie 9, tome 9, стр. 148.
9. — Remarques sur l'immunité chez les plantes. Bull. de l'Institut Pasteur, tome 7, 1909.
10. Beauverie J. Essai d'immunisation des végétaux contre les maladies cryptogamiques. Comptes rendues de l'Academie des Sc. Paris, 1901, стр. 107.
11. Berthault P. Recherches botaniques sur les variétés cultivées du Solanum tuberosum et les espèces sauvages de Solanum tuberifères voisins. Ann. de la Sc. Agron., 1911.
12. Biffen R. H. Investigations on the control of disease in plants. Journal of the Royal Hortic. Soc. vol. 39, part 2, 1913.
13. — Mendel's laws of inheritance and wheat breeding. Jour. of Agricultural Science, vol. 1, part 1, 1905, стр. 40—44.
14. — Studies in the inheritance of disease-resistance. ibid. vol. 2, part 2, 1907.
15. — ibid. vol. 4, part 4, 1912.

16. Blackman V. H. & Welsford, E. Studies in the Physiology of Parasitism. Annals of Botany, vol. 30, 1916.
17. Board of Agriculture of Great Britain. Order of 1914. On Wart disease of Potatoes. Gardners' Chronicle. 1917. № 3972.
18. Bolley H. L. Flax and flax seed selection. North Dakota Agr. College, Bull. № 55, 1903.
19. — Flax culture. ibid. Bull. № 71, 1906.
20. — Breeding fiber flax for resistance to diseases. Rep. of the American Breeders' Association, vol. 4, 1908.
21. — Plans for procuring disease resistant crops 1907 (Отд. оттискъ).
22. Brown W. Studies in the physiology of Parasitism. Annals of Botany, vol. 29 & 30, 1915 & 1916.
22a. — Physiology of Parasitism in plants. New Phytologist. 1917.
23. Брюлова Л. П. Къ вопросу о самозащитѣ растительной клѣтки при грибной инфекціи. Журн. «Болѣзни растеній», т. 2. № 1, 1908.
24. Buchheim A. Etude biologique de Melampsora lini. Archive des Sciences physiques et naturelles. T. 120, 1915, Genève.
25. Burt-Davy J. Maize, its history, cultivation, handling and uses. London, 1914.
26. Butler E. & Hayman J. Indian Wheat Rusts. Memoirs of the Dep. of Agriculture in India. Bot. Ser. vol. 1, 1906.
27. Carleton M. A. Cereal Rusts of the U. S. 1899, Washington. Dep. of Agriculture, Bull. № 16.
28. — Lessons from the grain-rust epidemic of 1904. Farmer's Bull. № 219, U. S. Department of Agriculture. 1905.
29. — Winter Emmer. Farmers' Bull. № 466. 1912. Washington.
30. Cobb N. A. Contributions to an economic knowledge of the Australian Rusts. Agric. Gazette of New South Wales, vol. 3 & 4, 1892 & 1893.
31. Comes O. La profilassi nella patologia vegetale. 1916. Napoli.
32. — Della resistenza dei Frumenti alle Ruggini ed in generale delle piante alle loro cause nemiche. Annali d. Scuola Sup. di Agricoltura di Portici. Ser. 2. Tome 12. 1914.
33. — Della resistenza dei Frumenti alle Ruggini. Stato attuale della questione e provvedimenti. Atti d. R. Istituto d'incoraggiamento. Napoli. S. VI, vol. 64. 1913.
34. Cook & Taubenhaus. Relation of parasitic fungi to contents of the cells of their host-plants. 1) The toxicity of tannin. Delaware College. Agr. Exper. Station. Newark. Bull. № 91, 1911.
35. — 2) The toxicity of vegetable acids and the oxidising enzyme. ibid. № 97, 1912.
36. — & Wilson. The influence of the tannin content in the host-

plant on Endothia parasitica and related species. Botanical Gazette. 1915. Chicago, стр. 346—361.

37. Cunningham G. C. The comparative susceptibility of cruciferous plants to Plasmodiophora brassicae. Phytopathology. vol. 2, 1912.
38. De Bary A. Vergleichende Morphologie und Biologie der Pilze. 1884, Leipzig, гл. 7, стр. 378—396.
39. Delacroix & Maublang. Maladies des plantes cultivées. 1909. Paris. vol. 2.
40. Duggar B. M. Fungous diseases of plants. 1909. Boston.
41. Ежегодникъ Департамента Земледѣлія. Томъ 6, стр. 538—539.
42. Eriksson & Henning. Die Getreideroste. 1896. Stockholm. Гл. 15.
43. — Die Pilzkrankheiten. 1913. Leipzig.
44. — Ueber die Spezialisierung des Getreideschwarzrostes in Schweden und andern Ländern. Centralblatt für Bacteriologie & Parasitenkunde. Abt. 2, Bd. 9, 1902.
45. — Die verschiedene Empfänglichkeit der Stachelbeersorten im Kampfe gegen den amerikanischen Stachelbeermeltau. Deutsche Obstbauzeitung, 1909, Heft 22/23.
46. — Ein parasitischer Pilz als index der inneren Natur des Pflanzenbastardes. Botan. Notizer. 1895, стр. 251—253.
47. Evans Pole. South African cereal rusts, with observations on the problem of breeding rust-resistant wheats. Journ. of Agric. Science. Vol. 4, part 1, 1911.
48. Fahrenholz H. Ectoparasiten und Abstammungslehre. Zool. Anzeiger, Bd. 41, 1913, стр. 371.
49. Farrer W. The making and improvement of wheats for Australian conditions. Agric. Gazette of New South Wales, vol. 9, 1898.
50. Ferguson. A preliminary study of the germination of the spores of Agaricus campestris. Bull. of the Dep. of Agric. U. S. № 16. Washington.
51. Ferraris T. I parassiti vegetali delle piante coltivate od utili. Milano. 1915. 2 edizione.
52. Fischer Ed. Die Empfänglichkeit von Pfropfreisern und Chimären für Uredineen. Mycol. Centralblatt. Bd. 1, Heft 7/8, 1912.
53. — Lassen sich aus dem Vorkommen gleicher oder verwandter Parasiten auf verschiedenen Wirten Rückschlusse auf die Verwandschaft der letzteren ziehen. Zool. Anzeiger. Bd. 43, 1914, стр. 487—490.
54. — Puccinia pulsatillae Kalchbr. und Theoretisches über die Specialisation. Mycol. Centralbl. Bd. 3, 1913.
55. — Der Speziesbegriff und die Frage der Spezies-Entstehung bei den parasitischen Pilzen. Verhandl. der Schweizer. Naturforsch. Gesel. 1916, 98 Jahresversam. 2 Teil, 1917.

56. — Mycologische Beiträge. Mitteil. d. Naturforsch. Gesell. in Bern, 1917. «Zur Frage der Vererbung der Empfänglichkeit von Pflanzen für parasitische Pilze». Стр. 144—156.
57. Foëx E. Rouilles des cereales. Montpellier. 1908.
58. Freeman E. M. Resistance and immunity in plant diseases. Phytopathology. Vol. 1, № 4. 1911.
59. Freeman E. & Johnson E. The loose Smuts of Barley and Wheat. Bureau of Plant Industry. 1909, Bull. № 152. Washington.
60. — The Rusts of grains in the U. S. Bureau of Plant Industry. Bull. № 216. 1911. Washington.
61. — Symbiosis in the genus Lolium. Minnezota Botanical Studies. 1904.
62. Fromme F. D. Negative heliotropism of the uredinospore germ-tubes of Puccinia Rhamni. Phytopathology, vol. 5, № 4.
62a. Fulton. Chemotropism of fungi. Botanical Gazette, 1906.
63. Gassner G. Die Getreideroste und ihr Auftreten im subtropishen östlichen Südamerika. Centralbl. f. Bacteriologie und Parasitenkunde. 2 Abt. Bd. 44. № 9/13, 1915.
64. — Untersuchungen über die Abhängigkeit des Auftretens der Getreideroste vom Entwicklungszustand der Nährpflanze und von äusseren Faktoren. ibid. Bd. 44, № 17/23.
65. Génin Ch. Les blés resistants à la rouille. Un hybride de Riéti. Journ. d'Agriculture pratique. 1912.
66. Gertz O. Ueber die Schutzmittel einiger Pflanzen gegen schmarotzende Cuscuta. Jahrb. f. wissenschaftliche Botanik, Pfeffer-Festschrift. 1915. Leipzig. pp. 123—154.
67. Gibson C. M. Notes on infection experiments with various Uredineae. The New Phythologist. Vol. 3, 1904.
68. Guttenberg H. R. Beiträge zur physiologischen Anatomie der Pilzgallen. 1905. Leipzig.
69. Harris A. & Lawrence J. On the osmotic pressure of the tissue fluides of Jamaican Loranthaceae parasitic on various hosts. American Journ. of Botany, vol. 3, 1916, стр. 438—455.
70. Harrison L. The Relation of the Phylogeny of the Parasite to that of the Host. Report of the Brit. Association. 1915, стр. 476.
71. Hecke L. Der Einfluss von Sorte und Temperatur auf den Steinbrandbefall. Zeitsch. f. landwirtschaft. Versuchswesen in Oesterreich. Bd. 12. 1909.
72. Henning E. Ett försök med bortklipping af axborsten has kon vid blomningstidenoch dess följder. Meddelande f. Ultune Landsbruksinstitut. № 8. 1910.
73. — Vara viktigare landtbruksväxters disposition för och immunitet gent emot parasitsvamper. K. Landtbruks-Akademiens Handlingar och Tidskrift. 1909.
74. Hill W. S. Essais de culture et de selection de «Prairie Grass» (Bromus unioloides) faites a la «Moumahaki Experim. Farm».

Nouv. Zelande. Journ. of Agric, vol. 10. № 4, 1915. Wellington. По реферату въ Bull. internat. des renseignements agricoles. Année 6, № 11. 1915.

75. Hillman P. Die deutsche landwirtschaftliche Pflanzenzucht. 1910. Berlin, стр. 547—548.

76. Howard A. & G. Wheat in India. Calcutta. 1909.

77. Howard A. Note on immune wheats. The Journ. of Agric. Science, Vol. 2, part. 3. 1907.

78. Ячевскій А. А. Ржавчина хлѣбныхъ злаковъ въ Россіи. 1909. Петроградъ. 3-е изд.

79. — О значеніи селекціи въ дѣлѣ борьбы съ грибными заболѣваніями культурныхъ растеній. Труды 1-го съѣзда дѣятелей по селекціи въ Харьковѣ. 1911. Вып. 2, стр. 22—57.

80. — Грибныя, бактеріальныя и функціональныя болѣзни табака. 1914. Петроградъ.

81. — Грибныя и бактеріальныя болѣзни клевера. 1916.

82. — Ежегодникъ свѣдѣній о болѣзняхъ и поврежденіяхъ растеній. 5-й годъ, 1909 и 6-й годъ 1910.

83. — Антракнозъ и хлорозъ. 1911. Одесса.

84. — Очеркъ распространенія болѣзней растеній въ Россіи въ 1914 году. Ежег. Деп. Земл., томъ 8, 1915.

85. Johnson E. Timothy rust in the United States. Dep. of Agric. Bureau of Plant Industry. Bull. 224. 1911. Washington.

86. — The Smuts of Wheat, Oats, Barley and Corn. Farmers' Bull. № 507. 1912. ibid.

87. — Resistance in Tobacco to the Root-Rot disease. Phytopathology, 1916, № 2, vol. 6.

88. Jones L. R., Giddings & Lutman. Investigations of the Potato Fungus Phytophtora infestans. U. S. Dep. of. Agric. Bur. of Plant Industry. Bull. № 245. 1912.

89. — Disease Resistance of Potatoes. ibid. Bull. № 87. 1905.

90. — & Gilman. The Control of cabbage yellows through disease resistance. Wisconsin Station Research Bull. № 38. 1915.

91. José Fl. La Enfermedal del Arroz (Puccinia Oryzae). Sindicato de Riegos del Delta Deracho del Ebro. Tarragone, 1914. По реферату въ Bull. mensuel des renseign. agric. et des maladies des plantes. Rome, année 6, 1915, № 3.

92. Kirchner O. Untersuchungen über die Empfänglichkeit unserer Getreide f. Brand-und Rostkrankheiten. Fühlings landwirtsch. Zeitung. 65 Jahrg. 1916, Heft 1, 2, 3, 4.

93. — Neue Beobachtungen über die Empfänglichkeit verschiedener Weizensorten für die Steinbrandkrankheit. ibid. 1908.

94. — Ueber die Empfänglichkeit verschiedener Weizensorten f. die Steinbrandkrankheit. Fühlings landw. Zeit. 1906.

95. Kiessling L. Ueber die Streifenkrankrankheit der Gerste als

Sorten und Linienkrankheit u. einiges über ihre Bekämpfung. Fühl. landw. Zeit. 1916, Heft 23—24, стр. 537—548.

96. Klebahn H. Kulturversuche mit heteröischen Rostpilzen. Zeitsch. f. Pflanzenkrankheiten, 1896, стр. 261—270.

97. — Kulturversuche mit Rostpilzen. 13 Bericht. ibid. 1907, 17 Band.

98. — ibid. Bericht 12, 1905, Band 15.

99. — Die wirtswechselnden Rostpilze. 1904.

100. — Grundzüge der allgemeinen Phytopathologie. 1912.

101. Kölpin Ravn F. Ueber einige Helminthosporium-Arten und die von denselben hervorgerufenen Krankheiten bei Gerste u. Hafer. Zeitsch. f. Pilzkrank., 1901, p. 1—26.

102. Комаровъ В. Л. Возможенъ ли фагоцитозъ у растеній. Природа, 1915, стр. 1389—1404.

103. Körnicke F. Der gegenwärtige Stand der Rostfrage. Naturhistorische Mitteilungen, 1865, Königsberg.

104. — & Werner H. Handbuch des Getreidebaues. Bd. 1 & 2. 1885, Berlin. См. характеристики въ описаніи отдѣльныхъ сортовъ.

105. Kreitz. Untersuchungen über die Schale einiger Kartoffelsorten. Arbeiten der K. Biologischen Anstalt, 1907, стр. 27.

106. Krieg W. Ueber die Ursachen d. Spezialisation und die Entstehung des Wirtswechsels bei den Uredineen. Naturw. Wochenschr. 1908, № 36. Стр. 561—573.

107. Küster E. Pathologische Pflanzenanatomie. 2-Auflage. 1916. Jena.

108. Labergerie. Le Solanum Commersonii et les transformations des plantes à tubercules. Bull. de la Societé Nationale d'Agriculture de France. 1906.

109. Lakon G. Ueber die Empfänglichkeit von Phaseolus vulgaris L. und Ph. multiflorus Wild. f. d. Bohnenrost u. andere Krankheiten. Zeitsch. f. Pflanzenkrankheiten. B. 26. 1916. pp. 83—97.

110. Lang W. Zur Ansteckung d. Gerste durch Ustilago nuda. Ber. d. Detsch. Botan. Ges. 1917. Bd. 35. Heft 1, pp. 4—20.

111. Laubert R. Die wichtigsten Krankheiten d, Rose. Gartenflora. 59 Jg. 1910.

112. Laubert R. & Schwartz. M. Rosenkrankheiten u. Rosenfeinde. Jena. 1910.

113. Laurent J. Les conditions physiques de la resistance de la Vigne au Meldiou. Comptes rendues de l'Acad. des Sc. vol. 152, 1911, pp. 103—106.

114. — Recherches expérimentales sur les maladies des plantes. Annales de l'Institut Pasteur. 1899. vol. 13. pp. 1—48.

115. Литвиновъ Н. И. О различной устойчивости яровыхъ формъ хлѣбовъ въ отношеніи къ пораженію ихъ ржавчиной. Труды Бюро по Прикл. Ботаникѣ, томъ 5, № 10, 1912.

116. — О пораженіи яровыхъ пшеницъ желтой ржавчиной Puccinia glumarum въ Каменной степи въ 1914 г. ibid. 1915, томъ 8, № 6.
117. Lo Priore G. L'acidità dei suchhi vegetali come mezzo di difesa contro parassiti. Annali d. R. Scuola Sup. di Agr. di Portici. Vol. 12, 1914, pp. 267—280.
118. Mac Alpine. Rust and Smut Resistance in Wheat and Smut experiments with Oats and Maize. Journ. of the Dep. of Agric. of Victoria. Australia. Vol. 8, 1910, pp. 284—287.
119. — The Rusts of Australia. Melbourne, 1906.
120. Mac Dougal D. & Cannon W. The conditions of Parasitism in Plants, Washington, 1910.
121. — The Making of Parasites. The Plant World. Vol. 13, 1910. Tucson. Arizona.
122. Mains E. B. The Relation of some rusts to the physiology of their hosts. American Journ. of Botany. Vol. 4, 1917, № 4.
123. Marryat D. Notes on the infection and histology of two wheats immune to the attacks of Puccinia glumarum. Journ. of Agric. Science, vol. 2. Part 2, 1907.
124. Massee G. On the origin of Parasitism in Fungi. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B. Vol. 197. 1905.
125. — Text-Book of Fungi. London. 1910.
126. Melhus J. E., Rosenbaum & Schultz. Spongospora subterranea and Phoma tuberosa on the Irish Potato. Journ. of Agric. Research. Vol. 7, № 5, 1916. Pp. 233—236.
127. Мечниковъ И. И. Невосприимчивость въ инфекціонныхъ болѣзняхъ. 1903. Гл. 2: «Нѣкоторыя свѣдѣнія относительно невосприимчивости многоклѣточныхъ растеній».
128. Miyoshi Manabu. Ueber Chemotropismus der Pilze. Botanische Zeitung. 1894. Heft 1.
129. Мурашкинскій К. Е. и Клейменовъ П. Д. Матеріалы по изученію грибныхъ вредителей культурной растительности Московской губ. Вып. 2. 1912.
130. Навашинъ С. Г. Инфекціонныя болѣзни растеній, стр. 1—23. Медицинская микробіологія. Томъ 3, 1915.
131. Наумовъ Н. Пьяный хлѣбъ. (Fusarium). 1916.
132. Nilsson-Ehle H. Einige Ergebnisse von Kreuzungen bei Hafer u. Weizen. Botaniska Notizer. Heft 6, стр. 288—289.
133. — Kreuzungsuntersuchungen an Hafer u. Weizen. Lund, 1909. стр. 57—82.
134. Nilsson Heribert. Potatisförädling och potatisbedömning. W. Weibulls arsbok. 1913.
135. Norton J. B. Methods used in breeding Asparagus for Rust Resistance. U. S. Dep. of Agriculture. Bureau of Plant Industry. № 263, 1913, Washington.

136. — Internal action of chemicals on resistance of tomatoes to leaf diseases. Maryland Station, Bull. № 192, 1916, pp. 17—30.
137. Новиковъ М. А. Ржавчинники нашихъ хлѣбныхъ растеній Сельск. Хоз. и Лѣсов. Томъ 224, 1907.
138. Orton W. A. Development of disease resistant varieties of plants. Comptes rendues et rapports de 4 Conférance internationale de Génétique á Paris en 1911, Paris, 1913.
139. — Potato Wilt, Leaf-Roll and related diseases. Bull. of the Dep. of Agric. № 64, 1914, Washington.
140. — The development of farm crops resistant to diseases. Yearbook of the Dep. of Agric. 1908. Washington.
141. Pfeffer W. Pflanzenphysiologie. Bd. 1. 1897, стр. 360—361; Bd. 2. 1904. стр. 581—585.
142. — Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. aus d. Botan. Institut zu Tübingen, Bd. 1. Heft 3. Leipzig. 1884.
143. Piper C. Forage plants and their culture. New York, 1914.
144. Probst R. Die Spezialisation der Puccinia Hieracii. Centralbl. f. Bacteriologie u. Parasitenkunde. Bd. 22, 2 Abt. 1909, Ss. 675—720.
145. Ray J. Revue générale de Botanique. T. 13, 1901.
146. Rasmuson H. Kreuzuntersuchungen bei Reben. Zeitschr. f. induktive Abstammungs-und Vererbungslehre. 1916, Bd. 17, Heft 1/2.
147. Reed G. The Powdery Mildews of Avena and Triticum. Missouri University. Agric. Station Bull. 1916. № 23.
148. Reed G., Mundy E. and Gibbs N. M. Grain smut investigations and control. Missouri Station Bull. № 141. 1916.
149. — Infection experiments with the powdery mildew of wheat. Phytopathology, vol. 2, № 2, 1912.
150. — Infection experiments with Erysiphe cichoracearum DC. Wisconsin, 1908.
151. — Physiological relations of powdery mildews to their hosts. Missouri Station Bull. 131. 1915.
152. — Grain-smut investigation and control. ibid. № 147. 1917.
153. — A fundamental study of the physiological relation of the powdery mildews to their hosts. ibid, 1917.
154. Rivera V. Ricerche sperimentali sulle cause predisponenti il frumento alla «nebbia». Memorie della R. Stazione di Patologia vegetale. Roma, 1915. Pp. 1—42.
155. — Primo contributo alle studio della recettivita della quercia per l'oidio. Rendiconti d. R. Accad. dei Lincei. Vol. 22, classe Scienze, Roma, 1913. Pp. 168—173.
156. Сахаровъ М. Е. Объ устойчивости нѣкоторыхъ сортовъ капусты и другихъ крестоцвѣтныхъ къ килѣ. Труды Фитопатологической станціи при Моск. Сельск. Хоз. Ин-тѣ. 1916

157. Sahli G. Die Empfänglichkeit von Pomaceenbastarden,—Chimären u. intermediären Formen für Gymnosporangien. Centralblatt f. Bacteriologie u. Parasitenkunde, Bd. 45. 1916.

158. Salaman. The inheritance of colour and other characters in the potato. Journal of Genetics. Vol. 1, 1910.

159. Salmon E. On specialization of parasitism in the Erysiphaceae. Beihefte z. Botan. Centalbl. 1903, Bd. 14, Heft 3.

160. — Cultural Experiments with «Biologie Forms» of the Erysiphaceae. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Ser. B. Vol. 197. 1905. Pp. 107—122.

161. — On Erysiphe graminis and its adaptive parasitism within the genus Bromus. Annales mycologi. 1904. Vol. 2, № 3 & 4.

162. — On forms of the hop (Humulus lupulus L.) resistant to mildew (Spherotheca humuli DC.) Journal of Agric. Science. Vol. 7. Part 4. 1917. Pp. 455—460.

163. — Cultural Experiments with the Barley Mildew. Annales Mycologici. Vol. 2. № 1. 1904.

164. Сацыперовъ Ф. Опытъ скрещиванія двухъ формъ подсолнечника. Труды Бюро по Прикладной Ботаникѣ, 1916. № 5.

165. Schaffnit E. Der Schneeschimmel u. die übrigen durch Fusarium nivale Ces. hervorgerufenen Krankheitserscheinungen des Getreides. Landw. Jahrb. Bd. 43, 1912.

166. Scurti & Sica. Sulla resistenza delle diverse varieta di Frumento di fronte alle Ruggini. Annali della R. Stazione chimico-agrarie, Roma. Ser. 2, vol. 7, 1914, Fasc. 1.

167. Schliephacke. Deutsche landwirtsch. Presse. 1911. № 21, стр. 243.

168. Schribaux & Etienne. Journ. d'Agric. pratique. 1907. Pp. 236.

169. Schuster J. Zur Kenntnis der Bacterienfäule der Kartoffel. Arbeiten a. d. K. Biologischen Anstalt f. Land- u Forstwirtschaft. Bd. 8, Heft 4, 1912.

170. Senn G. Der osmotische Druck einiger Epiphyten u. Parasiten. Verhandl. d. Naturf. Gesellsch. in Basel. Bd. 24. 1913. Pp. 178-183.

171. Sidney E. Blights of the Wheat and their remedies. London. 1846. Pp. 96—100.

172. Smith Clayton. Comparative Resistance of Prunus to Crown Gall. Amer. Naturalist, vol. 51, 1917. Pp. 47—60.

173. Smith Erwin. Bacteria in Relation to Plant Diseases. Vol. 2, 1911

174. Sorauer. Vorarbeiten f. e. internationale d. Statistik Getreideroste. Z. f. Pflanzenkrankeiten. Bd. 19, 1909.

175. Spinks G. T. Factors affecting susceptibility to disease in plants. Journ. of Agric. Sc. Vol. 5, Part 3, June 1913.

176. Stakman E. C. Relation between Puccinia graminis and plants highly resistant to its attack. Journ. of Agric. Research, 1915. vol. 4. Pp. 193—199.

177. — Study in cereal rusts. Physiological races. Minnesota Agr. Exper. Station, Bull. № 135. 1915.

178. — & Piemeisel P. Biologic Forms of Puccinia graminis on Cereals and Grasses. Journ. of Agric. Research, Vol. 10 № 9, 1917.

179. Стебутъ А. И. Подсолнечникъ и заразиха. Сборникъ, посвященный К. А. Тимирязеву. Москва. 1916.

179а. Стебутъ А. И. и Плачекъ Е. Н. Подсолнечникъ. Труды Саратовской Областной С. Х. Станціи. 1915.

180. Stevens F. L. & Hall J. G. Diseases of Economic Plants. New York, 1910.

181. Stuart W. Disease Resistance of Potatoes. Vermont Agric. Exper. Station. Bull. № 122, 1906.

182. Stuckey H. P. Transmission of Resistance and Susceptibility to blossom-end rot in Tomatoes. Georgia Agric. Exp. Station Bull. 121, Pp. 83—91.

183. Swingle. Report on the loose smuts of cereals. Exper. Station, Manhattan, Kansas, 1889.

184. Tisdale W. H. Flaxwilt: a study of the Nature and Inheritance of Wilt Resistance. Journ. of Agric. Research, vol. 11, 1917.

185. Тржебинскій. Успѣхи селекціи въ фитопатологіи. Труды области. съѣзда по селекціи въ 1912 г. въ Петроградѣ, вып. 2, 1912, стр. 127—132.

186. — Сравнительные опыты надъ устойчивостью противъ корнеѣда свекловичныхъ растеній, полученныхъ изъ клубочковъ различнаго происхожденія. Вѣстн. Сахарн. промышленности за 1909 г. № 18.

187. — Нѣсколько опытовъ съ впечатлительностью на корнеѣда всходовъ молодыхъ свекловичныхъ растеній изъ сѣмянъ различнаго происхожденія. Вѣстн. Сахарн. промышл. за 1909 г. № 20.

188. Tshermak E. Die Blüh-und Fruchtbarkeitsverhältnisse bei Roggen und Gerste u. d. Auftreten von Mutterkorn. Fühlings landw. Zeitung. Bd. 60, 1906.

189. — Die Verwertung d. Bastardierung für philogenetische Fragen in der Getreidegruppe. Zeitschr. f. Pflanzenzüchtung. Bd. 2, Heft 3, 1914.

190. Vavilov N. Immunity to Fungous diseases as a physiological test in Genetics and Systematics, exemplified in Cereals. Journ. of Genetics, 1914, vol. 4, Pp. 50—65.

191. Вавиловъ Н. Матеріалы къ вопросу объ устойчивости хлѣбныхъ злаковъ къ паразитическимъ грибамъ. 1913. Труды Моск. Селекц. Станціи. Вып. 1.

192. — Очеркъ современнаго состоянія ученія объ иммунитетѣ хлѣбныхъ злаковъ къ грибнымъ заболѣваніямъ. Тамъ же, 1913.
193. — Очеркъ ученія о трансплантаціи у растеній. Журн. «Садъ и Огородъ». 1916, т. 32.
195. — Гибридъ обыкновенной пшеницы съ однозернянкой. Труды Бюро по Прикладной Ботаникѣ, т. 6, 1913.
195. — и Якушкина О. В. Анатомическое изслѣдованіе нѣсколькихъ расъ овса въ связи съ вопросомъ о связи физіологическихъ признаковъ съ анатомическими коэффиціентами. Журн. Опыт. Агрон. 1912, кн. 6.
196. Vilmorin H. Etude sur la rouille des froments. Bull. de la Societé des agr. de France. 1893.
197. Ward Marshall. Recent Researches on the Parasitism of Fungi. Annals of Botany, vol. 19, 1905.
198. — On the relation between host and parasite in the Bromes and their brown rust. Annals of Botany, vol. 16. № 52. 1902.
199. — On the question of «Predisposition» and «Immunity» in Plants. Proceedings of the Cambridge Philosophical Society, vol. 11, part 5. Pp. 307—328.
200. Wart-disease of Potatoes. Report on the Immunity Trials at Ormskirk in 1915—16—17.r Jour. of the Board of Agric. Vol. 24, № 8, 1917.
201. Wiltshire S. P. Infection and Immunity Studies on the Apple and Pear Scab Fungi (Venturia inaequalis and V. pirina). Annals of Applied Biology. № 3, 4, vol. 1, 1915. Pp. 335—350.
202. Witte H. Om timoteyen, dess historia, odling och formkrikedom samt om förädlingsarbetena med detta vallgräs pa Svalöf. Sveriges Utsädesfördenings Tidskrift, t. 25, 1915. Häfte 4.
203. — Ueber die Züchtung der Futtergräser in Svalöf. Fühl. landwirtsch. Zeitung, Jahrg. 60. 1911. Pp. 473—479.
204. — Om formrikedom hos vara viktigare vallgräs. Särtryck ur Sveriges Utsädesförenings Tidskrift, 1912.
205. Zach F. Studien über Phagocytose in den Wurzelknölchen der Cycadeen. Oesterr. Botanische Zeitschr. Bd. 10.
206. — Cytologische Untersuchungen an den Rostflecken des Getreides und die Mycoplasma theorie. Sitzungsberichte d. Akad. d. Wissensch. Abt. 1. Bd. 119. 1910.

N. I. VAVILOV. IMMUNITY OF PLANTS TO INFECTIOUS DISEASES.

Resumé.

INTRODUCTION.

The study of the problem of immunity of plants to infectious diseases (fungi and bacteria) has till now made not much headway in comparison with investigations and great discoveries in the region of immunity to diseases of man and animals.

The fundamental cause of this backwardness—are the specific peculiarities of the immunity of plants.

There are two kinds of immunity: the natural immunity specific to this or that disease in different species of plants and animals. Man is for instance, immune to cattle plague, wheat is immune to oat smut and rust, etc. Another kind is the acquired immunity, which appears as a result of internal changes in the constitution of the organism e. g. after some disease (in man after small pox and after spotted typhus), or after injection of some substance, etc.

The basis of progress made in immunity of animals is the study of acquired immunity, as a result of vaccination, injection of different substances. The greatest discoveries have been made in this direction.

In the plant world acquired immunity has but little significance. Here we have to do only with natural immunity, which we cannot change and which we have to make use of, such as it is. Besides, the natural susceptibility of plants to diseases changes but little.

The possibility of inducing acquired immunity among plants is theoretically not improbable (see e. g. Noël Bernard, Beauverie, Ray). Attempts have been made to inject different salt solutions into plants to reduce their susceptibility to fungous and bacterial diseases (Shevyrev, Mokrjezki, Norton). Different manures are also recommended (e. g. phosphates) for diminution of susceptibility to diseases.

The majority of these attempts proved to be unsuccesful. In practice even in the case of their success they are of little value and are available perhaps only in very intensive culture (e. g. fruit-growing).

This book includes a critical examination of our present knowledge of natural immunity in plants with addition of the author's experimental work in this direction, as well as an exposition of some regularities in the distribution of immunity to fungous diseases among plants.

CHAPTER 1.

The Extension of the Phenomena of Immunity among Higher Plants.

The majority of parasitic fungi—the chief agent of infection in plants—are by nature strictly limited in the choice of their hosts and attached to definite genera and species of plants. In some cases the fungi are limited to a few or even to one host-species only. In most cases they are limited to one plant genus.

As limitation in parasitism to a definite plant genus means at the same time immunity of other plant-genera to the same fungus, so the most usual form of immunity in plants is immunity of genera.

But practically, the phenomena of immunity are usually connected with immunity of races and varieties, rarely with that of species.

One of the usual peculiarities of immunity of varieties is that very often it is not absolute, but apparent only in a greater or lesser degree.

To distinguish the difference in susceptibility to diseases the author has used the scale of degrees of susceptibility of Prof. Eriksson, denoting the highest degree of susceptibility by mark—4, the smallest degree by mark—1. Nought (0)—signifies a complete absence of pustules of fungus. This scale is completed by indications of morphological changes in tissues of host-plants under the influence of parasitic fungi in connection with greater or lesser resistance. The coloured table added to the book may serve as an illustration of the scale of marks used by the author [1].

The following is the detailed explanation of marks for leaf rust and mildew (applied under optimal conditions of infection).

4. Plants very susceptible. Comparatively large pustules of fungus densly cover the upper part of leaves. There are no yellow spots of decaying tissue of leaves around the pustules.

3. Plants feebly resistant. The upper leaves are partly free from fungi. Many pustules on middle leaves, but smaller than in the first case, more scattered and surrounded by yellow spots.

[1] For black, brown and crown rust of cereals (Puccinia graminis, P. triticina and P. coronifera) coloured tables are given in another work: N. I. Vavilov (N. Wawilow). Beiträge zur Frage über die verschiedene Widerstandsfähigkeit der Getreide gegen parasitische Pilze. Arbeiten der Versuchsstation für Pflanzenzüchtung am Moskauer landwirtschaftlichen Institut. 1 Folge, 1913.

2. Plants resistant to fungus. Scattered small single pustules on leaves surrounded by distinctive yellow spots. A part of the pustules is unable to force its way through the epidermis.

1. Plants very resistant. Very few small single pustules surrounded by yellow spots, many of which cannot break the epidermis and yellow or brown spots only show the traces of infection.

0. Plants quite immune. No pustules of fungus at all.

For other fungous diseases as well as for bacterial diseases this scale should be correspondingly changed.

In order to give a concrete representation of the extension of the phenomena of immunity among varieties of plants, the author gives a summary of data on the distribution of immunity to infectious diseases among cultivated plants according to the investigations of diffrent authors, as well as from his own observations.

Data are given for wheat, barley, oats, rye, millet, maize, rice, flax, cotton, potatoes, beet-root, cabbage, tobacco, clover, sunflowers, asparagus, beans, gooseberries, vines, apple and pear-trees, roses and hops in relation to their chief fungous and bacterial diseases (pp. 18—39).

These data show clearly that the phenomena of immunity are broadly distributed among the most different families of *Monocotiledonae* and *Dicotiledonae* and manifest themselves in relation to different genera of fungi from *Basidiomycetes* and *Ascomycetes* to *Bacteria*. The phenomena of immunity are manifest also in relation to the higher parasites, as for instance in sunflowers to *Orobanche* and in other plants to *Cuscuta*.

The essential fact manifested by these data is that there exist many varieties immune to one parasitic fungus, while at the same time there are no varieties immune to another fungus, or only a very few. E. g. in roses—hundreds of varieties are immune to rust and mildew *(Pharagmidium subcorticium* and *Sphaerotheca pannosa)*. Whole polimorfous species like *Triticum durum*, *T. monococcum*, *T. turgidum* and *T. polonicum* are immune to brown rust *(Puccinia triticina)*, still more—half of all existing varieties of wheat are more or less immune to yellow rust *(P. glumarum)*. There are at the same time very few varieties immune to smuts,—in several plants, like millet *(Panicum milliaceum)*, there are no immune varieties at all. Even in relation to morphologically nearly allied species of fungi we observe quite different relations of host-varieties. E. g. there exist many varieties of oats immune to crown rust *(P. coronifera)* but only two of 450 varieties tested by the author have proved to be immune in a small degree to black rust *(P. graminis)*.

The explanation of the difference in the relation of the same varieties to different fungi, which is of great importance to plant-breeders, is given in the 4-th chapter.

CHAPTER 2.

The Nature of Immunity in Plants.

The author distinguishes two kinds of natural immunity: mechanical or passive immunity dependent on mechanical peculiarities in structure and growth of plant organs. which prevent the penetration of parasites into the plant tissues, and physiological or active immunity which depends on active resistance of host-plant cells, usually accompanied by a complicated physiological reaction in response to the penetration of a parasite. Externally this reaction manifests itself through the death of plant-cells and fungus at the place of inoculation, or by formation under the influence of the parasite of new tissues, which isolate the action of bacteria or fungi.

The mechanical immunity depends on morphological and anatomical peculiarities in external tissues, on peculiarities in the habitus of the plant, on the rapidity of cicatrizing of wounds and cracks in outer tissues, on peculiarities in flowering, namely on closed flowering (e. g. in relation to smuts and ergot), on closed grain (in relation to smut), on the overgrowth of fungus by the plant tissues, etc.

In some cases passive immunity depends on the secretion by the outer tissues of different ethers and resins, impeding the penetration of infection.

The nature of this kind of immunity is comparatively clear, and one of the first theories of immunity of plants was the mechanical theory, proposed by Cobb.

This theory is undoubtedly applicable to some cases of immunity, but it is far from being universal. As it was shown by Eriksson, Henning, Marshall Ward and by the author (l. c.) it is unable to explain for instance the immunity of cereals to rusts and mildew.

The peculiarity of the mechanical immunity, besides its passiveness, is its relativeness. If we remove these mechanical obstacles, if we bring infection, for instance into the flowers of varieties, immune, thanks to their closed flowering, we can infect them just as if they were not immune.

Perhaps it would be more correct to consider varieties, possessing mechanical immunity not as immune, but as disease-escaping plants only.

A broader region of phenomena is related to the physiological or active immunity.

The study of the nature of physiological immunity is based on histological and cytological investigations of the process of infection in immune and susceptible varieties (Marshall Ward, Salmon, Gibson, Evans, Marryat, Stakman, Wiltshire, Tisdale). These investigations show that parasitic fungi penetrate non only into susceptible varieties, but also into immune ones and that immunity depends not on anatomical peculiarities of plants, but on internal enzymatic reac-

tions between the cells of the host and parasite. In a few cases Noël Bernard, Burgeff, Magnus and others have observed the phenomena analogical to phagozytosis in animals, i. e. the intercellular digestion of parasites by the host-cells.

In some cases the physiological reaction manifests itself in immune varieties by a formation of new tissues under the influence of the parasite, which isolate the further penetration of fungi (Brulov).

One of the first theories explaining the nature of the physiological immunity was the chemotropic theory of Maassee which sees the cause of immunity in the negative chemotactic influence of the juice of host-cells on the germ tubes of fungi. But investigations by Fulton and Brown are opposed to the data of Massee. Besides, histological investigations made by Gibson, Marryat, Salmon and others have shown that positive chemotactic attraction of germ tubes of fungi is not sufficient to produce normal growth of fungi on the plant.

Some authors as Laurent, Senn, Hagler, Mac Dougal, Rivera believe that high osmotic pressure of the cell sap of host-cells serves as a factor of immunity in plants, since it has been stated that the parasites have always a smaller osmotic pressure than their hosts.

Investigations made by the author (see Tab. 1, p. 64) have not proved this proposition. In cereals immune as well as susceptible varieties are often characterised by the same osmotic pressure of cell sap. (The osmotic pressure was determined by the plasmotic method).

Comes recently proposed a new theory of immunity according to which the quantity of organic acids and tannin in the cell contents has the decisive role in determining immunity to disease in plants[1]). This theory is supported by Averna-Sacca, Degli Atti, Lo Priore, Scurti, Sica, Kirchner.

Discussing in detail this theory of Comes, the author finds it to be applicable only to a limited circle of phenomena of immunity. The following facts are against its general application.

1. Many plants like *Rumex*, *Oxalis*, *Berberis*, etc. characterised by a great quantity of acid in their cell sap are very susceptible to parasitic fungi. 2. Analysis of many varieties of oats, wheat and roses, different in their immunity to rusts and mildew (see Tables 4, 5, 6, 7, pp. 78—81) prove that there is no definite connection of the quantity of acid in leaves with their susceptibility to parasitic fungi. Even such varieties as *Avena brevis*, *A. strigosa*, *A. byzantina*, immune to rust, mildew and smut, do not distinguish themselves in the quantity of acid in leaves in comparison with the very susceptible varieties of oats. *Rosa centifolia cristata* is very susceptible to rust and mildew notwithstanding the high percentage of acid in its leaves.

Chemical differences undoubtedly occur between immune and susceptible varieties; the analysis of plants may be of great interest. In the group of oats and wheat there are considerable differences even in the quan-

[1]) See Comes O. La profilassi nella patologia vegetale. 1916.

tity of acid in seeds (see Tab. 2, 3, pp. 76—77), but these differences are only correlative with the immunity of plants and do not explain the nature of their immunity.

Kirchner's analysis of six varieties of wheat (1916) to prove the acid theory of immunity is not persuasive, being, if at all, convincing only in relation to yellow leaf rust *(Puccinia glumarum)*, but not to the infection of the same varieties by brown rust *(P. triticina)*.

3. It is impossible to connect the principle of Comes with the high specialisation of parasitic fungi in their choice of host-plants. To suppose that all the difference of host-species and genera, recognisable by the parasites consist in the quantitative difference in organic acids in their cell-sap is evidently not correct and cannot be proved.

The connection of immunity with the antocian pigments, also indicated by Comes, is not persuasive as there are many exceptions, perhaps more exceptions than positive data.

5. The Comes' theory of «ingentilimento» of cultivated plants compared with their wild progenitors having as a result their greater susceptibility, is not persuasive, as many of the wild «progenitors» are not less susceptible than the cultivated forms. E. g. *Linum angustifolium*, *Avena fatua*, *Triticum dicoccoides*, *Avena Ludoviciana*, *Hordeum spontaneum*, etc.

Marshall Ward supposed that as a result of inoculation, the immune varieties form special substances «antitoxines» which paralise the parasite's action, as it is proved in the animal kingdom. But this analogy is only a supposition, the correctness of which has yet to be proved. Till now we know almost nothing of plant antitoxines.

In general neither of these theories of physiological immunity, in the opinion of the author can explain the various phenomena of immunity. As a matter of fact it is evident that physiological immunity depends on very complicated physiological inter-relations between the protoplasm of the host-cells and the parasite. Phenomena of susceptibility are often connected with the phenomenon of symbiosis. The individuality of the parasite has also a great influence, moreover, the same parasite might act differently on the same host-plant at its different stages of development. Many varieties of *Asparagus* for instance are immune to *Puccinia asparagi* D. C. at the stage of uredospores and no noticeable varietal difference exist in relation to the aecidio stage.

CHAPTER 3.

Immunity and Environment.

The predominant view met with in mycological literature is, that physiological, as well as mechanical immunity of plants is changeable under the influence of environment. A variety immune to a certain disease in one country may, according to this opinion, succumb to it in an other locality. This view is endorsed in detail by Comes in his last book (l. c.). But few thoroughly experimental data are adduced to support this generally accepted view.

A rather opposite opinion on this subject is shared by Eriksson, Henning, Klebahn and Gassner.

The author distinguishes the influence of environment on mechanical from that of physiological immunity. As to the first no doubt it may be changed under different environment. E. g. immunity of cereals connected with closed flowering(in relation to infection by smut and ergot) is comparatively changeable under the influence of different temperatures and humidity at the time of flowering.

It is quite different with physiological immunity. There are more data of extreme constancy of this kind of immunity, than on its mutability.

If one compares relations of definite species and varieties of cultivated plants to definite species of parasitic fungi in different countries one finds many examples of the constancy of immunity. So the behaviour of different varieties of roses in relation to *Phragmidium subcorticium* and *Sphaerotheca pannosa* is the same in England (Biffen 12), Germany (Laubert, 74) and in Russia (Vavilov). Varieties belonging to *Rosa rugosa*, *R. polyantha*, *R. lutea*, *R. pimpinellifolia* have proved to be immune to rust and mildew in very different environments, in England and N. Russia.

The varieties of wheat, belonging to species of *Triticum monococcum*. *T. polonicum*, *T. durum*, and *T. turgidum* are characterised as immune to brown and yellow rust *(Puccinia triticina* and *P. glumarum)* by different investigators in Australia (MacAlpine, Cobb, Farrer), India (Howard), N. America (Carleton, Freeman), Sweden (Eriksson, Henning), France (Vilmorin, Foëx), Germany (Koernicke, Werner, Kirchner), England (Biffen, Vavilov), Russia (Litvinov, Vavilov), Africa (Scofield, Trabut).

«Persian wheat»—*T. vulgare var. fuliginosum* Al. absolutely immune to *Erysiphe graminis* in Russia has proved to be absolutely immune also in England (Cambridge) (Vavilov, Spinks). The ordinary races of *Avena brevis* and *A. strigosa* characterised by Reed as immune to *Ustilago avenae* in America, have proved to be also absolutely immune in the author's experiments in Russia.

In order to test the constancy of physiological immunity the author cultivated a number of varieties of wheat, different in their susceptibility to brown rust *(P. triticina)* in different parts of Russia, in different conditions of climate and soil in Middle Russia (Moscow, Vladimir), in South Russia (Kharkov, Poltava), in Eastern Russia (Saratov) and in Turkestan (Tashkent). In all these districts the brown rust is the predominant rust species on wheat. In all these different localities differences of varieties in relation to this rust proved to be quite similar. All varieties immune to this rust in Moscow proved to be immune in South and East Russia as well as in hot Turkestan [1]).

As to the influence of different factors of environment: temperature, humidity, quality of soil etc., there is a great difference of opinion (Compare Comes, Stakman, 177, Vilmorin, 196, Géneste, 55, Gassner, 64, Biffen, Spinks, 175, etc.).

The author's experiments with the influence of manure on immune and susceptible varieties of oats and wheat, the data of which are given partly in his other work (l. c.), partly in this book (see Tables 7, 8, pp. 102—103) proved that even a high quantity of $NaNO_3$ (800 kilg. pro hectar) could not change an immune variety into a susceptible one.

The difference of opinion on this subject is explained probably by confusing the apparent greater liability of attack by fungi and bacteria of manured (by $NaNO_3$ and dung) plants with real susceptibility—as asotic manure usually lengthens the period of vegetation, i. e. the period of infection, makes the leaf surface larger and consequently more attackable by parasites. Yet here is no change of plant reaction, no change of immunity into susceptibility and vice versa, but only a more favourable influence on the parasite itself.

Phosphatic manure can sometimes shorten the period of vegetation and consequently shorten the period of infection, but again it does not change the reaction of the plant itself.

In the majority of cases experiments have been made with susceptible varieties, but it would be more convincing in order to prove the changeableness of plant reaction to experiment simultaneously with the immune as well as with susceptible varieties.

The possibility of a change in the reaction of a plant to the parasite is however not excluded. Thus Mr. Spinks noticed that salts of Li diminish the susceptibility of wheat to mildew *(Erysiphe graminis)* and

---

[1]) As to the difference in specialisation of Puccinia graminis f. sp. avenae, f. sp. tritici and f. sp. secalis in different countries, which is stated by investigations of Eriksson (Sweden), Jachevski (Russia), Carleton (N. America), Butler (India), Evans (S. Africa), MacAlpine (Australia) and Gassner (S. America), it is quite possible there may be different races of this fungus in different countries, and this is very likely as this species is very polymorfous (Freeman), and as in other species of cereal rusts there is no such difference in specialisation in different countries. Gassner (63, 64) indicates another explanation of this difference, as a result of difference in methods of inoculation used by different investigators: namely the great influence of the age of plants, when the inoculation was made.

on the contrary that $Pb(NO_3)_2$ and $Zn(NO_3)_2$ increase its susceptibility. The methods of the observations were not irreproachable (175). The author repeated these experiments with a number of controls and artificial equable infection of plants. The data and photos of these experiments are given in Tables 9, 10, 11, 12 (pp. 105—108). These data state the following:

1) That immune varieties keep their immunity even under the influence of salts like $Zn(NO_3)_2$ and $Pb(NO_3)_2$, which are known, to increase the susceptibility of plants to infectious diseases (S p i n k s).

2) That the susceptibility of wheat to mildew may de diminished in a smaller degree, at least in the first stages of vegetation and in definite conditions (in this case, by putting different Li salts into soil, but not into manured sand), under the influence of the salts of Li.

The physiological nature of this influence of Li salts on the susceptibility of wheat is not clear, the more so because it has been noticeable only in soil culture, where it is very difficult to distinguish the rôle of separate factors, due to complicacy of environment (absorption, etc.).

Without generalising this experiment (against a broad generalisation of which are the results of other experiments as well as the above data) this experiment, nevertheless, confirming S p i n k s' observations, states that the susceptibility of the plant to the parasite might be diminished in some cases under the influ nce of environment and therefore we cannot deny in principle the possibility of chemical action of substrate on physiological immunity.

The possibility of changing the physiological immunity through the influence of envir nment is not excluded on account of its dependence in some cases on the age of the plant.

As to the dependence of immunity on such factors as temperature, light and humidity there are no definite experimental data and it is extremely difficult to separate the influence of these factors on plants from direct action on parasites themselves.

On the whole all the facts given above point to the slight changeableness of physiological immunity under the influence of environment. In this direction the immunity of animals to bacterial diseases is much more variable (see Pasteur's experiments with poultry in relation to antrax, Ernst's experiments with frogs, Behring's experiments with white mice). It is not unlikely that the greater plasticity of immunity of animals is connected with feebler specialisation of many infectious bacteria. On the contrary the greater independence of physiological immunity of plants is dependant on the specific character of parasites and hosts. And specific qualities of organisms depend very little on environment, as is evident from the experiments of transplantation.

E. F i s c h e r and G. S a h l i (52, 157) proved the above experimentally in the case of physiological immunity by grafting immune species to susceptible ones and infecting so called «chimeras» *(Crataegomes-*

pilus). No change of reaction in immune plants in relation to specialised fungi was noticed in these experiments.

On the whole it is possible to say, in reference to physiological immunity of plants, that the specific hereditary nature is stronger than environment.

CHAPTER 4.

Laws of Distribution of Immunity among Varieties of Plants.

To find an immune variety among plants, according to the opinion of plant-breeders is a matter of accident and good fortune. The first impression made by a study of distribution of immunity to fungous and bacterial diseases is disorder and lack of regularity. Why is it that some varieties are so very susceptible to disease and others so resistant? Why is a variety, immune to a certain disease susceptible to another? Why are there many varieties immune to one fungus species and none immune to another?

Nevertehless the investigation of many hundreds of varieties of cereals in relation to all their chief fungous diseases—to mildew, rust, ergot and smut, as well as of many varieties of roses, flax and clover, has persuaded the author that there exist definite regularities in the distribution of immunity among varieties of plants, in many cases even allowing a prediction of the behaviour of a variety to this or that disease, and if we know its relation to one or two diseasees a foresight of its behaviour to other parasitic fungi.

The data for cereals on which these regularities were established are given on pp. 119—139; for wheat in relation to its different fungous diseases on pp. 119—127, for varieties of oats on pp. 129—134, and for barley on pp. 135—139. These data are the results of observations and experiments of infection made by the author during 1911—1918. More varieties were investigated than are enclosed in the tables. (For varieties of wheat and oats the data on their relation to mildew and rusts are given in detail and for a greater number in «Beiträge», l. c.). In these tables the typical varieties only were taken, differing physiologically and morphologically [1]).

---

[1]) Varieties of wheat were studied by the author in relation to brown rust (Puccinia triticina), black rust (P. graminis) and mildew (Erysiphe graminis) in Russia, in relation to yellow rust (P. glumarum) in England (Cambridge, Merton, Reading) and Russia, in field conditions. Experiments of artificial infection by loose and stinking smut (Ustilago tritici, U. avenae and Tilletia tritici) were done in Moscow.

For infection of wheat by loose smut, fresh spores of fungus were brought into the flowers at the time of the beginning of flowering. To infect the seeds of wheat and oats by Tilletia tritici and Ustilago avenae, grains were moistened in water, well covered by spores of smut and, in order not to wipe out the spores, infected grains were carefully put, with the aid of pincers, into holes prepared in the soil. Usually by such a method about 30—50% of the plants were infected.

For barley all data were obtained in field conditions, without artificial infection.

In order to mark the differences in susceptibility of varieties to mildew and rust the abovementioned scale of marks was used (Chapter 1), signifiing by 4—the highest susceptibility, by 1—the smallest degree, by 0—absolute immunity.

For smuts, the greatest susceptibility was noted by two crosses ++; the medium infection and simple suscpt b lity without denoting exactly the % of infected plants—one cross +; and by nought (0) the complete immunity.

The first regularity is, that the specialisation of a parasite determines the existence of immune varieties among a botanical species and genus. The feebler the specialisation of a parasite on genera and species of host-plants, the less the chance of existence and consequently of finding immune varieties. If a fungus does not distinguish generic and specific peculiarities there is small probability that it will react on the less sharp morphological and physiological differences of varieties in the limits of one botanical species. On the contrary a narrow specialisation, limited to one or a few nearly allied species, is as a rule connected with differences in reaction of a parasite on varietal peculiarities, i. e. with the sensitiveness of a parasite to distinguish differences of varieties.

The following summarised table gives a compressed representation of the relation of degrees in specialisation of parasites to the existence of immune varieties in cereals.

The dependence of the existence of immune varieties on the degree of specialisation of parasites in cereals.

The name of parasite.	The degree of specialisation of parasite.	The list of genera and species of cereals attacked by the fungus.	The cultivated plant on which the parasite usually lives.	Are there immune varieties to this parasite?
Claviceps purpurea.	very weak	Secale, Anthoxanthum, Hierochloa, Hordeum, Dactylis, Phalaris, Briza, Calamagrostis, Poa and other genera.	Rye.	No.
Pucc. graminis f. avenae.	very weak	Avena, Alopecurus, Millium, Lamarkiana, Bromus, Festuca, Phalaris, Briza, Agrostis and other genera.	Oats.	No (from more than 450 investigated varieties only 2 proved to be rather less susceptible).
P. graminis f. hordei.	weak	Hordeum, Triticum repens, T. caninum, Elymus arenarius, Bromus secalinum.	Barley.	No.
P. graminis f tritici.	weak (approaches to the middle).	Triticum, also in a weak degree Secale (?).	Wheat.	On the whole all varieties are susceptible; but yet some durum wheats, some varieties of T. dicoccum and T. monococcum are comparatively less attacked.
Ustilago nuda Kell.	weak.	Hordeum vulgare, Triticum vulgare (Lang)	Barley.	No.
Ustilago tritici Jen.	weak.	All species of cultivated wheat, Secale cereale (Vavilov).	Wheat.	No.
Ustilago avenae Jens.	medium.	Avena sativa, A. fatua, A. Ludoviciana, A. sterilis, A. clauda, A. pilosa, A. barbata, A. Wiestii (Vavilov).	Oats.	Only a few varieties belonging to species genetically distinctive from A. sativa, like, A. brevis, A. strigosa, A. byzantina are immune to this fungus.

The name of parasite.	The degree of specialisation of parasite.	The list of genera and species of cereals attacked by the fungus.	The cultivated plant on which the parasite usually lives.	Are there immune varieties to this parasite?
Tilletia tritici Wint.	weak.	All 8 species of cultivated wheat, Aegilops cylindrica, A. ventricosa.	Wheat.	No [1]).
Puccinia coronifera.	medium.	Avena; but not all species; non attacked are A. elatior L., A. byzantina and other (Vavilov)	Oats.	There are; most varieties belonging to A. sativa are susceptible.
Erysiphe graminis DC. f. avenae.	middle.	Avena, but not all species; non infected are: A. sempervirens, A. bromoides, A. brevis.	Oats.	There are; most varieties are susceptible.
E. graminis f. tritici.	narrow.	Triticum sativum in a broad sense; some varieties of T. dicoccum are absolutely immune	Wheat.	There are; a large number of immune varieties.
E. graminis f. hordei.	narrow.	Hordeum vulgare.	Barley.	There are; a considerable number
Puccinia simplex.	narrow.	Hordeum vulgare.	Barley.	There are—a considerable numb.
Puccinia glumarum f. hordei.	narrow.	Hordeum vulgare.	Barley.	There are—a considerable numb.
P. glumarum f. tritici.	narrow.	Triticum sativum.	Wheat.	There are—a very great number.
Puccinia triticina.	narrow.	Triticum sativum.	Wheat.	There are—a large number.
Helminthosporium gramineum Rabh.	narrow	Hordeum vulgare.	Barley.	There are—a considerable number

The same regularity is to be observed in many other plants to other diseases. E. g. *Plasmodiophora brassicae* does not distinguish even such different genera of *Cruciferae*, as *Barbarea*, *Arabis*, *Lepidium*, *Raphanus*, etc... Hence it is quite natural that, notwithstanding many attempts to find varieties of cabbage really immune to this fungus, such have not been found and cannot be found.

Sclerotinia trifoliorum infects not only *Trifolium*, but *Medicago*, *Onobrychis* and other genera of *Papilionaceae*, hence there are no varieties of clover immune to this fungus.

On the other hand many species of parasitic fungi, belonging to *Perenosporaceae*, *Erysiphaceae*, *Uredinaceae* are narrowly specialised, hence the existence of varieties immune to these parasites.

E. g. *Melamspora lini* Tul. is very narrowly specialised and the biological race of this fungus, which attacks ordinary flax does not infect other

[1]) Kirchner in his papers (the last of 1916) indicates a number of varieties of wheat immune to stinking smut. But many of these immune varieties proved to be susceptible in Hecke's experiments, as well as in the author's experiments (e. g. T. monococcum, T. durum var. affine) and the author doubts the immunity (at least physiological) of the other varieties of Prof. Kirchner. The method of infection used by Prof. Kirchner is not irreprovable.

species of *Linum*. Hence the existence of varieties of flax immune to this rust.

The second moment which determines the behaviour of varieties to parasites is their genetical place among other varieties of the same plant, the genetical differentiation among species.

If we look for distribution of immunity to narrowly specialised fungi among wheat, oats, and barley, we find an evident connection between immunity and genetical differrentiation of varieties. Among the 8 species of wheat, for example, all varieties belonging to *T. monococcum* are extremely resistant to brown, yellow and black rusts, and this markedly distinguishes this from other species of wheat. Genetically *T. monococcum* occupies a separate place among wheat and does not give fertile hybrids with the other 7 species.

T. polonicum, *T. turgidum* and *T. durum*, including hundreds of varieties comparatively resistant to brown and yellow rusts and to mildew, are genetically nearly allied, can be easily crossed, give quite fertile hybrids, and occupy altogether a separate phylogenetical place among wheats. At the same time they are genetically distinct from the susceptible group of *T. compactum* and *T. vulgare* (by crossing with the latter they give sterile and partly fertile hybrids).

Among oats the most immune varieties belong to quite distinctive species like *Avena brevis*, *A. strigosa*, which cannot be crossed with ordinary susceptible oats *A. sativa*. Varieties of *A. byzantina* immune to rust and smut are geographically and phylogenetically distinctive from European ordinary susceptible oats.

One variety of *Avena strigosa* (from Kew) which morphologically belongs to this species, proved unexpectedly susceptible to smut, mildew and rust. But, as it was shown by the author it is different genetically from ordinary races of this species, and can be crossed with susceptible *A. sativa*.

A. fatua and *A. Ludoviciana* which are genetically nearly allied to *A. sativa* and cross easily with it, are equally susceptible to all its parasites.

Naked barleys are distinctive in their phylogeny from ordinary varieties of barley. This genetical individualisation evidently explains its lesser susceptibility to mildew and rust. In general, cultivated barleys are not so much differentiated genetically as wheats and oats. All varieties of barley can be easily crossed. Hence there are no sharp differences in immunity to rust and mildew. This circumstance probably explains a complete absence of immune varieties to the narrowly specialised *Ustilago hordei* Jens.

Triticum dicoccum represents a genetically differentiated group, and, correspondingly, it includes strongly immune varieties as well as susceptible.

«Persian Wheat», genetically quite different from *T. vulgare* var. *fuliginosum* Al. to which it was referred by systematists, accordingly distin-

guishes itself from susceptible varieties of this species by an absolute immunity to mildew.

In general, as a rule, a marked immunity of a variety is connected with a distinctive genetical place among other varieties.

This regularity is quite clear for groups distinctly differentiated and thoroughly studied genetically. For groups, polymorphous but nearly allied, this regularity, of course might not be so evident [1]).

The same regularity can be seen in other plants. The relation of different varieties of roses for instance, coincides with their genetical differentiation. American vines, genetically quite distinct from European vines, are correspondingly immune to many specialised parasites, as *Plasmopara viticola*, *Uncinula necator*, *Manginia ampelina*, etc.

From the above a new kind of regularity results, namely the connection of reactions of the same varieties to different parasites. The most accepted view that a variety immune to one parasite is as a rule susceptible to another is not correct.

On the contrary the relation of the same varieties *to equally specialised parasites* is very often similar. The accepted view is correct only in relation of varieties to differently specialised fungi, i. e. to narrowly specialised and feebly specialised parasites.

The Tables give many examples of such a connection of reactions. As a matter of fact all durum wheats and engrains are chatacterised simultaneously by immunity to yellow rust, brown rust and mildew.

T. dicoccum which consists of two groups of varieties in relation to brown rust: one immune, another susceptible, is divided correspondingly in relation to yellow rust and mildew. Moreover, there is a definite connection of immunity to brown rust, yellow rust and black rust *(P. graminis)*. Varieties most resistant to black rust are among varieties immune to brown rust and mildew.

Yellow rust of wheat is more sensitive as to varietal differences. Very often varieties susceptible to brown rust are characterised by immunity to yellow rust. But in general, all varieties immune to brown rust, mildew and black rust, are immune also to yellow rust.

In oats, as Tables show, this connection is even more clear. A variety strongly immune to crown rust is usually comparatively resistant to mildew.

---

[1]) Among other parasitic fungi of wheat Puccinia glumarum f. tritici—yellow rust is more sensible to varietal differences. Even nearly allied varieties of T. vulgare and compactum show in some cases sharp differences in their susceptibility to this rust.

Eriksson and Henning's conclusion (Getreideroste p. 340) that there is no connection of immunity of varieties to yellow rust with their genetical place is not correct. In fact, it is not quite clear in relation to nearly allied varieties of T. vulgare and T. compactum (e. g. varieties of square-head), the phylogeny of which we know but little. But, on the whole even to this rust the relation of species and distinct genetical groups of wheat (see Tables) shows a definite regularity in parallelism of phylogeny of varieties with their immunity.

A few varieties immune to smut are at the same time immune to crown rust and mildew.

The same is observed in other plants. So in vines, American varieties are simultaneously immune to *Plasmopara viticola*, *Uncinula necator*, *Manginia ampelina*. European varieties are susceptible to all these diseases. In roses varieties strongly immune to mildew are resistant to rust too.

As to exceptions to these regularities, they are but very few and particularly in heterocious rusts (e. g. in *Cronartium asclepiadeum*, *Puccinia isiaceae)* and in one stage of development only. These examples ought to be more fully studied.

CHAPTER 5.

Immunity as a Physiological Test in Genetics and Systematics.

This chapter is a continuation of the 4-th Chapter and represents a considerably enlarged exposition of views and facts on the application of reactions of varieties and species in relation to narrowly specialised parasites as a physiological test in Genetics and Systematics, published by the author in 1914[1]). The author gives many new examples of the application of fungous tests for genetical and systematical studies. which were simultaneously proved by the aid of other methods used for establisheing phylogenetical relations of organisms: hybridisation, serum reactions, cytology.

So in oats, the species *Avena diffusa* As. & gr., *A nuda L. var. inermis* Kcke., *A. orientalis* Schreb., *A. fatua* L., *A. Ludoviciana* Dur. in general are characterised by susceptibility to smut, rust, and mildew; species *A. brevis* Roth., *A. strigosa* Schreb., *A. nuda* L. *var. biaristata* As. et Gr. in general, on the contrary, are immune to all these parasites. All 5 species of the first group could be crossed with one another; the 3 species of the second group easily cross with one another, as was proved by the author. But the species of the first group could not be crossed with the species of the second group. Cytologically, as was shown by Miss A. G. Nicolaev (Moscow), the first group is characterised by a great number (40—44) of chromosomes (diploid); the second group of species by a small number of chromosomes (14—16).

For wheat and oats there is given a new scheme of phylogenesis on the basis of these investigations.

This method can sometimes be very useful to genetists as well as to systematists, even for practical purposes of plant-breeding, especially in giving useful suggestions, as to the possibility of crossing some species and varieties which morphologically may be quite distinct. For phylogenetical purposes this method can be used in the same way as hybridisation, serum reactions, cytology, etc.

---

[1]) N. I. Vavilov. Immunity to fungous diseases as a physiological test in Genetics and Systematics, exemplified in cereals. Journal of Genetics. Vol. 4. № 1, 1914 (in English).

CHAPTER 6.

Hybridisation of Immune and Susceptible Varieties.

In this chapter a critical sketch is given of investigations in hybridisation of immune and susceptible varieties (works of Farrer, Biffen, Nilsson-Ehle, Orton, Heribert Nilsson, Rasmuson, E. Fischer, Salmon).

The author shares the views of Nilsson-Ehle on genetical complicacy of such characters as immunity and susceptibility and believes that the simple numeric relations in segregation by crossing of immune and susceptible varieties as in Biffen's experiments (3 : 1, 1 : 2 : 1) are rather an exception than a rule. Especially, the simple relations in F_2 of hybrids are improbable in crossings of different species, where often a great number of flowers of F_1 and F_2 are sterile.

The author has made many crossings of «Persian Wheat» absolutely immune to mildew *(Erysiphe graminis)*, with different species and varieties of wheat susceptible or immune, but in a lesser degree, to this fungus, as well as other crossings of other varieties of wheat, immune and susceptible to mildew and yellow rust *(Puccinia glumarum)*. In the first crossings, immunity of «Persian Wheat» proved to be always dominant (in 13 different combinations, the list of which is given on page 194).

The process of segregation in F_2 proved to be rather complicated [1]). E. g. in the crossing of «Persian Wheat» with *T. turgidum* var. *lusitanicum* Ecke № 3326 from the whole number of 197 plants in F_2, there were:

112 plants absolutely immune (0)
25 » very resistant (1)
25 » resistant (2)
21 » feebly resistant (3)
15 » susceptible like *T. turgidum* (4). [2])

Like Nilsson-Ehle and Farrer the author observed in F_2 of hybrids the appearance of plants more susceptible than their parents. So for instance in the crossing of «Persian Wheat» with *T. dicoccum* var. *picnurum* Al. were

97 plants with the mark of susceptibility to mildew—0
7 » » » » » » » » 1
1 » » » » » » » » 2
2 » » » » » » » » 3

The parent form of «Persian Wheat» had at the same time the mark—0. The parent *T. dicoccum* var. *picnurum*—1.

---

[1]) Plants were grown in pots in a green-house and were artificially and equably infected with mildew.

[2]) See Ph. 4. The difference in degrees of susceptibility to mildew of plants of F_2 of the hybrid Triticum persicum Vav. № 173 × T. turgidum var. lusitanicum Ecke № 3326 under equable conditions of infection in a green house. Some plants observed to be very susceptible like № 3326; some observed to be absolutely immune like № 173. This table illustrates at the the same time the scale of marks of degrees of susceptibility to mildew. Represented are the leaves of the 2 stage from the top.

The same has been noticed in relation to yellow rust by crossing two varieties of *T. vulgare* immune to this rust.

The author lays stress on the great rôle of the individuality of varieties in the determination of numeric relations in the process of segregation and in the dominance or recessiveness of immunity to diseases. So for example, in crossings of «Persian Wheat» with other varieties, immunity to mildew acts as a dominant character. By crossing *T. dicoccum* var. *picnurum* immune to mildew with *T. vulgare* susceptible to this fungus the immunity proved to be recessive[1]).

The idea of independence of immunity in segregation on other morphological and physiological characters in plants ought not to be taken as absolute (see Biffen) but it is very likely that it is often connected with other characters of varieties, especially physiological ones. This connection can be seen in the dependence of immunity and susceptibility on the genetical place of variety among other varieties (see Chapt. 5).

The author draws attention to certain difficulties met with in using hybridisation as a means of obtaining new and valuable varieties. In many cases varieties markedly different in their relation to parasites cannot be crossed, on account of their genetical distinction, e. g. *Avena brevis* immune to smut and mildew cannot be crossed with *A. sativa* susceptible to these fungi; *Triticum monococcum* strongly immune to brown, black and yellow rusts cannot be crossed with *T. vulgare*, susceptible to these rusts, etc. Very often such sharply different varieties give by crossing a great percentage of plants completely or partly sterile. To be sure of success in such a crossing it is necessary to take as parents nearly allied varieties. The second difficulty is the complicacy of the process of segregation and a small numeric probability of separation of a homozygotic plant with all desirable characteristics.

CHAPTER 7.

Selection of Immune Varieties and its Limits.

High specialisation of parasitic fungi, the so called phenomenon of «bridging species» (Ward, Salmon, Evans, Freeman, Johnson, Steiner) as well as the experiments of Klebahn with *Puccinia Smilacarum-Digraphidis*, where he succeded in changing the specialisation of this fungus, in

[1]) The statement of Prof. Biffen in his «Studies on the Inheritance of Disease-resistance» (II, Jour. of Agr. Sc. Vol. 4, Part 4, 1912), that the susceptibility of wheat to ergot depends on two separate Mendelian factors is certainly wrong. Prof. Biffen's statement is based on the fact of the appearance in the F_2 of his crossing of Triticum vulgare with T. turgidum of some plants which were infected by ergot, when at the same time both parents were free from ergot. But the ergotised plants of F_2 were certainly the result of the appearance of some sterile plants in this crossing as an inter-species crossing. The very fact of appearance of some sterile plants in F_2 of this crossing was already noticed by Rimpau in his «Kreuzungsprodukte landwirtschaftlicher Kulturpflanzen» pp. 11—12). The sterile plants of cereals, as is known, flower usually with open glumes, remain many days in this state and commonly are badly attacked by ergot. The Mendelian factors or susceptibility to ergot have in no wise any place in this crossing.

the minds of some authors (N a v a s h i n, M a g n u s), all testify to a great plasticity and adaptability of parasitic fungi and oblige them to be rather sceptical about immune varieties. Plants now immune to this or that fungus may succumb to it in the next few years—this is the view of these scientists.

But there are much more data on an extreme constancy of immunity. Immune varieties as *Triticum monococcum*, many immune varieties of *T. dicoccum*, varieties of naked barley immune to mildew, existed thousands of years ago and have not lost their immunity. *Avena strigosa* and *A. brevis* now immune to smut, mildew and rust were cultivated at least two or three hundred years ago. A great number of varieties of common wheat, durum wheat, varieties of oats, barley, roses, apples, pears, potatoes, immune to different fungous and bacterial diseases, the list of which is given in the Chapter 1, have been cultivarted not less than 50—100 years. These facts, about which there can be no doubt, prove the insolvency of a scepticism to constancy of immune varieties.

Moreover, the facts mentioned above of a great changeableness and adaptibility of parasitic fungi are not unquestionable. K l e b a h n did not experiment with pure lines (clons) of *Puccinia Smilacearum-Digraphidis*. It may be on the «pure line» principle of Johanssen there was no change of parasite but simply a selection of separate races of rust different in their specialisation through different host-plants.

As to «bridging species», there are firstly not many species of fungi, where they are found. They have not been found in many species of cereal rusts notwithstanding the attempts to find them. Against a broad generalisation of them there is secondly, the possibility, proved by many observations, of cultivating immune and susceptible varieties side by side without the losing of immunity by the first; thirdly the possibility of obtaining immune varieties by crossing.

As to phenomena of «bridging species» in *Puccinia graminis*, it is necessary not to forget in generalisation the great physiological differentiation of this species into races. In general, experiments with «bridging species», in order to be convincing, should be made with pure lines (clons)[1]).

There is no reason to deny completely the possibility of change in parasites. In the long perspective of ages it may happen that even varieties immune at present will become susceptible. It may be that «Persian Wheat» will sometimes be infected by a new race of mildew. But it is possible that this will not happen, as it has not with the old immune *Triticum monococcum* and *T. dicoccum*. In any case, there can be no doubt of the applicabiliiy

[1]) Evans' experiments with the infection by Puccinia graminis of hybrids of wheat, in which the hybrids acted as a bridge between immune and susceptible parent varieties may be explained differently. There are at first no varieties of wheat strongly immune to black rust, secondly the spores of rust taken from the first generarion of hybrids (F_1) can have being of a better germinating capacity, as in this case F_1 was more susceptible to the parasite in comparison even with susceptible parent varieties and consequentlythe fungus grew on it in very favourable conditions.

and certainty of selection of immune varieties, as a method of combat with diseases in the plant world.

Practically, a plant breeder devoting himself to the selection of immune varieties, should take into consideration two moments: 1) the individuality of the parasite, the degree of specialisation of parasite, on which it depends whether immune varieties can be found; 2) the individuality of varieties of plants among which he looks for immunity: the greater the genetical difference among these varieties, the greater chance he has of finding immune varieties; on the other hand, the less differentiated they are, the less the probability of success. The plant breeding garden should include as many different varieties as possible, to be sure of success in selection of immune varieties.

Объясненіе къ цвѣтной таблицѣ.

Рисунки исполнены акварелью съ натуры г. Скоттъ (Кэмбриджъ) по указаніямъ автора. Воспроизведены 8-мицвѣтной литографіей.

Сравнительная устойчивость сортовъ яровой пшеницы къ желтой ржавчинѣ *Puccinia glumarum Eriks.*

Изображены верхнія стороны листьевъ 2-го яруса сверху.

Отмѣтка 4—сильно поражаемый сортъ № 2441 *Tr. vulgare var. erythrospermum Kcke.* Рисунокъ изображаетъ максимальную степень поражаемости желтой ржавчиной листвы воспріимчивыхъ сортовъ въ полевыхъ условіяхъ.

Отмѣтка 3—средне-поражаемый сортъ № 78 *Tr. vulgare var. ferrugineum Al.* Характерна при этомъ мелкость пустулъ гриба и присутствіе вокругъ нихъ желтыхъ пятенъ отмирающей ткани листа.

Отмѣтка 2—слабо поражаемый сортъ № А-2751 *Tr. durum Desf. var. hordeiforme Host.* Типичная картина поражаемости желтой ржавчиной твердыхъ пшеницъ.

Отмѣтка 1—очень слабо-поражаемый сортъ № 2759 *Tr. vulgare var. milturum Al.*

Отмѣтка 0—Наиболѣе устойчивый сортъ № 59 *Tr. monococcum L. var. Horneimanni Clem.*—однозернянка.

Шкала различій въ степени поражаемости разныхъ сортовъ пшеницы желтой ржавчиной—**Puccinia glumarum** Eriks.

Изображены листья второго яруса (сверху) съ верхней стороны.

The difference in the degree of susceptibility to yellow rust—**Puccinia glumarum** Eriks. of five different varieties of wheat (in field conditions).

Represented are the leaves of the second range from the top (the upper surface).

СОДЕРЖАНІЕ.

Стр.

ВВЕДЕНІЕ . . . . . 7—11
Малая изученность растительнаго иммунитета по сравненію съ животнымъ.

ГЛАВА I. Распространенность явленія невоспріимчивости къ инфекціоннымъ заболѣваніямъ среди высшихъ растеній . . . 12—39
Спеціализація паразитовъ по хозяевамъ-растеніямъ, 12—14.—Шкалы отмѣтокъ степени воспріимчивости растеній, 14—18.—Распространенность явленія невоспріимчивости среди воздѣлываемыхъ растеній: пшеницы—18—23, ячменя—23—25, овса—25—27, ржи—27, проса—27—28, кукурузы—28, риса—28—29, кормовыхъ злаковъ—29, льна—29, хлопчатника—29, картофеля—30—32, свеклы—32, капусты—32—33, табака—33, клевера—33—34, подсолнечника—34—35, спаржи—35, бобовъ—35, крыжовника—35, винограда—36, яблони и груши—37, розъ—37—38, хмеля—38 и др. растеній—38—39.

ГЛАВА II. Природа явленій иммунитета растеній. . 40—87
Механическій или пассивный иммунитетъ, 41—50.—Морфологическія и анатомическія особенности покровныхъ тканей, какъ факторъ устойчивости, 42—43.—Особенности габитуса растеній, какъ причина иммунитета, 43—44.—Быстрота зарубцеванія ранъ и трещинъ въ покровныхъ тканяхъ, какъ факторъ устойчивости, 44.—Особенности цвѣтенія, какъ факторъ устойчивости, 44—45.—Закрытое зерно и форма зерна 45—46.—Перерастаніе тканями растенія гифъ гриба 46.—Выдѣленіе покровными тканями эфирныхъ маселъ и другихъ субстанцій, какъ факторъ защиты растеній, 46.—Механическая теорія иммунитета, 46—49.—Общая характеристика явленій механическаго иммунитета, 49—50.—Физіологическій или активный иммунитетъ, 50—87.—Гистологическая и цитологическая картина зараженія устойчивыхъ и неустойчивыхъ растеній паразитическими грибами, 50—56.—Явленіе фагоцитоза, 56—57.—Хемотропическая теорія иммунитета, 57—58. Изслѣдованія Massee, 58—60.—Критика хемотропической теоріи, 60—62.—Осмотическое давленіе клѣточнаго сока и тургоръ клѣтокъ, какъ факторы устойчивости, 62—65.—Опыты Rivera, 65—66.—Теорія Comes'a, 66—73.—Критика теоріи Comes'a, 73—85.—Гипотеза Marshall Ward'a, 85—86.—Заключеніе 87.

ГЛАВА III. Иммунитетъ и среда . . . . . 88—114
Господствующіе взгляды на измѣнчивость иммунитета, 88—90.—Характеристика однихъ и тѣхъ же сортовъ по отношенію къ однимъ и тѣмъ же грибнымъ заболѣваніямъ въ различныхъ районахъ, 90—94.—Опыты воздѣлыванія однихъ и тѣхъ же сортовъ пшеницы въ различныхъ районахъ Россіи, 95—96.—Различія въ спеціализаціи біологическихъ видовъ Puccinia graminis въ разныхъ странахъ, 97—98.—Измѣненіе реакціи растеній къ паразитамъ въ зависимости отъ условій среды, 98—99.—Удобреніе и иммунитетъ, 99—103.—Вліяніе солей K, Li, Zn и Pb на воспріимчивость пшеницы къ мучнистой росѣ, 104—110.—Влажность почвы и иммунитетъ 110.—Воз-

Стр.

расть и иммунитетъ, 110—111. Измѣнчивость механическаго иммунитета 111.—Причины противорѣчій во взглядахъ относительно измѣнчивости иммунитета, 111—113.—Измѣнчивость иммунитета животныхъ 113.—Опыты съ изученіемъ вліянія подвоя на иммунитетъ привоя, 113—114.

ГЛАВА IV. Закономѣрности въ распредѣленіи иммунитета среди растеній . . . . . 114—161
Отношеніе сортовъ пшеницы къ паразитическимъ грибамъ, 116—127. Отношеніе сортовъ овса къ паразитическимъ грибамъ, 128—134.—Отношеніе сортовъ ячменя къ паразитическимъ грибамъ, 135—139.—Закономѣрности въ распредѣленіи иммунитета среди сортовъ хлѣбныхъ злаковъ, 139—156.—Отношеніе сортовъ пшеницы къ твердой головнѣ, 140—142.—Различіе въ спеціализаціи паразитическихъ грибовъ по растеніямъ-хозяевамъ, какъ основной факторъ въ опредѣленіи иммунитета сортовъ, 143—150.—Генетическая группировка сортовъ, какъ второй основной факторъ въ распредѣленіи иммунитета, 150—154.—Закономѣрности въ отношеніи однихъ и тѣхъ же сортовъ къ различнымъ паразитамъ, 154—156.—Отношеніе сортовъ пшеницы къ линейной ржавчинѣ, 154—156. Закономѣрности въ распредѣленіи иммунитета среди другихъ растеній, 156—161.

ГЛАВА V. Иммунитетъ къ паразитическимъ грибамъ, какъ физіологическій признакъ въ генетикѣ и систематикѣ . . . . . 161—189
Методы филогенетическаго изслѣдованія. Реакція на паразитовъ, какъ показатели генетическаго положенія хозяевъ, 161—168.—Филогенія видовъ пшеницы и ихъ отношеніе къ паразитическимъ грибамъ, 168—179.—«Персидская пшеница», 174—178.—Филогенія культурной и горной ржи 179.—Филогенезъ сортовъ ячменя и отношеніе ихъ къ спеціализованнымъ паразитамъ 180.—Филогенезъ видовъ овса и ихъ отношеніе къ паразитамъ, 180—184.—Филогенезъ видовъ кукурузы и ихъ отношеніе къ паразитамъ, 184—185.—Распредѣленіе родовъ и видовъ грибныхъ паразитовъ по хозяевамъ и филогенезъ растеній, 185—187.—Критическія замѣчанія Ed. Fischer'a по поводу примѣненія паразитовъ въ качествѣ реактивовъ на родство хозяевъ, 187—189.—Иммунитетъ, какъ физіологическій признакъ въ систематикѣ культурныхъ растеній 189.

ГЛАВА VI. Наслѣдственность иммунитета при гибридизаціи. . . . . 190—201
Историческій очеркъ гибридизаціи иммунныхъ и воспріимчивыхъ сортовъ растеній, 190—192.—Изслѣдованія Nilsson—Ehle, 192—193.—Опыты скрещиванія устойчивыхъ къ мучнистой росѣ пшеницъ съ воспріимчивыми сортами, 193—198.—Иммунитетъ пшеницы къ спорыньѣ, 198—199.—Затрудненія въ примѣнимости метода скрещиванія для практическихъ цѣлей, 200—201.

ГЛАВА VII. Селекція иммунныхъ сортовъ и ея предѣлы . . . . . 202—219
Скептицизмъ относительно селекціи иммунныхъ сортовъ, 202—204.—Доказательства прочности сортового иммунитета, 204—208.—Селекція на иммунитетъ, 208—209.

БИБЛІОГРАФІЯ . . . . . 209—220

Résumé . . . . . 221—239

ИЗДАНІЯ

Московскаго Сельскохозяйственнаго Института.

I. **Извѣстія Московскаго Сельскохозяйственнаго Института** (съ 1895 г.), ежегодно не менѣе 4-хъ книгъ.

II. **Отчетъ о состояніи Московскаго Сельскохозяйственнаго Института** за каждый истекшій годъ (съ 1894 года).

III. **Труды Комиссіи Московскаго Сельскохозяйственнаго Института по изслѣдованію фосфоритовъ.** До сего времени изданы:

Серія I. Отчетъ по геологическому изслѣдованію фосфоритовыхъ залежей (подъ редакціей проф. **Я. В. Самойлова**). Т. I—1909 г., т. II—1910 г., т. III—1911 г., т. IV—1912 г., т. V—1913 г., т. IV—1914 г., т. VII—1915 г.

Серія II. Отчеты объ опытахъ по химической переработкѣ фосфоритовъ и вегетаціонныхъ опытахъ съ ними (подъ редакціей проф. **Д. Н. Прянишникова**), вып. 1-й—1910 г., вып. 2-ой—1911 г., вып. 3-й—1912 г., вып. 4-й—1914 г., вып. 5-й—1915 г.

IV. **Труды Комиссіи по изслѣдованію удобреній органическаго происхожденія. (Вып. I и II).**

V. **Труды опытныхъ станцій при Московскомъ Сельскохозяйственномъ Институтѣ.** Выходятъ выпусками по слѣдующимъ отдѣламъ: 1) Селекціонная станція; 2) Машиноиспытательная станція; 3) Зоотехническая станція; 4) Льняная и 5) Фитопатологическая станція. До сего времени изданы:

Труды Селекціонной станціи (подъ редакціей **Д. Л. Рудзинскаго**), вып. 1-й—1913 г., вып. 2-й—1914 г., вып. 3-й—1914 г., вып. 4-й—1914 г., вып. 5-й—1915 г., вып. 6-й—1916 г.

Труды Машиноиспытательной станціи (подъ редакціей проф. **В. П. Горячкина**), вып. 1-й—1913 г., вып. 2-й—1914 г., вып. 3-й—1914 г.

Труды Зоотехнической станціи (отдѣленіе общей зоотехніи подъ редакціей проф. **Е. А. Богданова**), серія 8°, вып. 1-й—1915 г., серія 4°, вып. 1-й—1915 годъ; отдѣленіе частной зоотехніи—подъ редакціей проф. **М. И. Придорогина**, вып. 1-й—1915 г.

Труды Льняной опытной станціи (подъ редакціей проф. **И. С. Шулова**), выпускъ 1-й—1915 г.

Труды Фитопатологической станціи (выпускъ 1-й. 1916 г., подъ редакціей проф. **С. И Ростовцева**).

Труды лабораторіи при каѳедрѣ частнаго земледѣлія, печатаемые въ Извѣстіяхъ, брошюруются также отдѣльными томами, съ общимъ заглавіемъ. «Изъ результатовъ вегетаціонныхъ опытовъ и лабораторныхъ работъ» (подъ редакціей проф. **Д. Н. Прянишникова**); изданы V, VI, VII, VIII, IX, X-й и XI-й томы.

ОТЪ РЕДАКЦІИ.

Извѣстія Петровской Сельскохозяйственной Академіи выходятъ четыре раза въ годъ книжками не менѣе 10 листовъ каждая.

Они состоятъ изъ трехъ отдѣловъ: оффиціальнаго, неоффиціальнаго и объявленій.

Въ составъ перваго входятъ:

а) Журналы засѣданій Совѣта, вполнѣ или въ извлеченіи, и нѣкоторые изъ журналовъ засѣданій Правленія и его комиссіи, имѣющіе особенное значеніе для учебной или ученой дѣятельности членовъ Совета;

б) Годичный отчетъ о состояніи Академіи;

в) Труды коммиссій, назначаемыхъ Совѣтомъ для разсмотрѣнія нѣкоторыхъ вопросовъ;

г) Отчеты по командировкамъ членовъ Совѣта и другихъ лицъ, служащихъ въ Академіи;

д) Отчеты о занятіяхъ оставленныхъ при Академіи;

е) Отчеты объ экскурсіяхъ, ежегодно совершаемыхъ со студентами профессорами и преподавателями Академіи;

ж) Каталоги библіотеки и кабинетовъ и описанія различныхъ учрежденій, состоящихъ при Академіи;

з) Годичный хозяйственный планъ Академической Фермы;

и) Программы, по которымъ читаются различные предметы въ Академіи;

і) Списки студентовъ.

Неоффиціальный отдѣлъ состоитъ изъ:

а) Трудовъ профессоровъ, преподавателей и студентовъ Академіи, а также и другихъ лицъ, передаваемыхъ въ редакцію съ рекомендаціей профессора или преподавателя;

б) Результатовъ работъ, выполненныхъ профессорами, преподавателями и студентами Академіи въ лабораторіяхъ и кабинетахъ, на Опытномъ Полѣ, на Селекціонной, Машиноиспытательной, Зоотехническихъ, льняной, фитопатологической, гидромодульной и другихъ станціяхъ, въ Лѣсной Дачѣ, Огородѣ, Питомникахъ и т. п.

Редакторы: **Д. Н. Прянишниковъ.**
А. В. Чаяновъ.

Цѣна 30 руб.